



Rôle de la variabilité intraspécifique des processus démographiques en forêts hétérogènes pour caractériser les stratégies écologiques de coexistence des espèces d'arbres.

Jimmy Le Bec

► **To cite this version:**

Jimmy Le Bec. Rôle de la variabilité intraspécifique des processus démographiques en forêts hétérogènes pour caractériser les stratégies écologiques de coexistence des espèces d'arbres.. Biodiversité et Ecologie. AgroParisTech, 2014. Français. NNT : . tel-01116564

HAL Id: tel-01116564

<https://hal.science/tel-01116564>

Submitted on 13 Feb 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Institut de recherche
pour le développement



UMIFRE 21 CNRS-MAEE

Doctorat ParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement
(AgroParisTech)**

Spécialité : Écosystèmes et Sciences Agronomiques

présentée et soutenue publiquement par

Jimmy LE BEC

le 31 Octobre 2014

**Rôle de la variabilité intraspécifique des processus
démographiques en forêts hétérogènes pour caractériser les
stratégies écologiques de coexistence des espèces d'arbres.**

Directeur de thèse : **Raphaël PÉLISSIER**

Co-direction de la thèse : **Benoît COURBAUD**

Encadrement : **Gilles LE MOGUÉDEC**

Jury

M. Bruno HÉRAULT, Chercheur CIRAD, UMR ECOFOG / CIRAD

M. Frédéric GOSSELIN, ICPEF, UR Écosystèmes Forestiers / IRSTEA

Mme Emmanuelle CAM, Professeur des Universités, Laboratoire EDB

M. Roger PRADEL, Directeur de Recherche, CEFE / CNRS

M. Raphaël PÉLISSIER, Directeur de Recherche, UMR AMAP / IRD

M. Benoît COURBAUD, ICPEF, UR Écosystèmes Montagnards / IRSTEA

M. Gilles LE MOGUÉDEC, Chargé de Recherche, UMR AMAP / INRA

Rapporteur

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

Co-directeur

Co-directeur

Invité

AgroParisTech - IRD

Unité Mixte de Recherche AMAP,

TA A-51 / PS2 Bd de la Lironde, 34 398 Montpellier cedex 5, FRANCE

“Tropical forests are clearly museums of diversity”

Leigh Jr *et al.* 2004

“Few there are [...] who seem to clearly realize how broad a lesson on the life-history of plants is written in the trees that make the great forest regions of the world.”

Clarke 1894

Résumé

Une caractéristique remarquable des forêts tropicales humides est leur grande diversité biologique, notamment en termes d'arbres. Les avis sont toutefois partagés quant aux types de mécanismes mis en jeu dans le maintien d'une si grande diversité. La théorie des niches écologiques et la théorie neutre de la biodiversité sont en particulier souvent citées et peuvent apparaître contradictoires. La théorie des niches est basée sur l'existence de différences entre espèces résultant de compromis sélectifs (entre capacité d'utilisation des ressources, survie, reproduction). La théorie neutre est quant à elle fondée sur l'équivalence des individus et des espèces selon ces mêmes critères. Ces deux visions soulèvent cependant un paradoxe car les compromis sélectifs sont le plus souvent imparfaits ou inexistantes en conditions naturelles sans pour autant que les espèces ne soient équivalentes.

Certains auteurs ont proposé une explication à ce paradoxe en montrant que des compromis sélectifs nets, selon un grand nombre d'axes, rendaient les espèces apparemment similaires si elles sont comparées suivant un nombre d'axes faible. Ils suggèrent que la quantification et la caractérisation des variations démographiques intraspécifiques, notamment interindividuelles et temporelles, donnent une clé d'interprétation à la coexistence des espèces plus réaliste que la théorie neutre et la théorie des niches.

L'objectif de cette thèse a été de mieux comprendre la dynamique de la communauté d'arbres observée depuis 1990 à Uppangala, un site d'étude permanent en forêt tropicale humide des Ghâts Occidentaux du sud de l'Inde. L'observation d'une dynamique non stationnaire sur cette période a notamment soulevé des questions concernant les processus en jeu dans la dynamique. De plus, la richesse du jeu de données décrivant la démographie de cette communauté en a fait un candidat idéal pour discuter les différentes théories proposées pour expliquer la coexistence des espèces d'arbres.

Ces objectifs ont motivé la mise en œuvre de modèles statistiques sous-exploités ou rarement utilisés en écologie végétale mais toutefois plus adaptés que les approches classiques pour structurer la variabilité des processus démographiques. Les principales originalités méthodologiques que nous avons mises en œuvre concernent (I) l'utilisation, mais surtout l'interprétation plus poussée qu'à l'habitude, des modèles hiérarchiques pour structurer la variabilité du processus de croissance, (II) l'exploitation d'une décomposition de la croissance pour prédire la mortalité, (III) la modélisation conjointe de la croissance et de la survie des arbres et (IV) l'étude des propriétés émergentes de ces modèles à l'échelle de la communauté, grâce à des simulations de la dynamique.

Nous avons ainsi montré l'existence de fortes variations interindividuelles de croissance et de risque de mortalité au sein des populations observées. L'utilisation de modèles pour structurer ces différences a montré qu'elles étaient en partie expliquées par des variables mesurées de l'environnement et en partie attribuées à des facteurs latents (c.-à-d. non observés ou non observables). Cela nous a permis (I) d'évaluer comment caractériser la variabilité des stratégies de croissance des espèces, (II) de proposer une définition plus adaptée au site d'étude du compromis classique d'histoire de vie utilisé pour décrire les stratégies de tolérance à l'ombre des espèces, (III) d'améliorer nettement la prédiction du risque de mortalité des arbres (IV) d'interpréter la dynamique non stationnaire observée de manière plus réaliste et (V) de proposer un modèle conceptuel de la place des variations interindividuelles dans les mécanismes de coexistence des espèces basé sur la notion de niche écologique individuelle.

Abstract

A remarkable feature of tropical rainforests is their high biological diversity, particularly regarding trees. However, opinions are divided regarding the types of mechanisms involved in maintaining such a great diversity, especially in terms of number of tree species. The theory of ecological niches and the neutral theory of biodiversity are thus frequently cited. Niche theory is based on the existence of differences among species resulting from selective trade-offs (between resource utilization ability, survival, reproduction). The neutral theory is based on the equivalence of individuals and species according to these same criteria. Both views, however, raise a paradox because in the mean time species are not ecologically equivalent and observed selective trade-offs are often imperfect under natural conditions.

Some authors have proposed an explanation for this paradox by showing that net selective trade-offs, according to a large number of axes, could make species appear similar when compared on a limited number of axes. They suggest that characterizing and quantifying intraspecific demographic variations, including interindividual and temporal variability, give a key to interpreting the coexistence of species that is more realistic than the neutral theory and niche theory.

The aim of this thesis was to better understand the tree community dynamics observed since 1990 in Uppangala, a permanent study site in a natural rainforest of the Western Ghats of South India. The non-stationary dynamics observed over this period raised questions about the processes involved in the dynamics. In addition, the rich dataset describing the demography of this community has made it a perfect candidate to discuss the various theories proposed to explain tree species coexistence.

These objectives have motivated the implementation of statistical models underexploited or rarely used in plant ecology but still more suitable than conventional approaches to structure the variability of demographic processes. Several methodological peculiarities were thus central to this work. (I) We used hierarchical models and interpreted them further than usual to structure tree growth variability, (II) we used the growth model decomposition of variability to predict mortality, (III) we used tree size as a timeline in a joint modeling of tree growth and survival and (IV) we studied emerging properties of these models at the community level through simulations of the dynamics including deterministic and stochastic components.

We have shown the existence of strong individual variability of growth and mortality risk. The use of models to structure these differences showed that they were partly explained by measured environmental variables and partly attributed to latent factors (ie d. unobserved or unobservable). This allowed us (I) to assess how to characterize the variability of species growth strategies, (II) to discuss how to define the classic compromise life history used to describe species shade tolerance, (III) to improve the prediction of mortality risk (IV) to interpret in a more realistic way the observed dynamics and (V) to propose a conceptual model of how individual variations may be involved in species coexistence, based on the concept of the individual ecological niche.

Remerciements

Je pense que j'ai toujours été attiré par les grandes forêts tropicales, leur richesse et leur complexité mais ce qui a vraiment marqué mon parcours a été la rencontre avec Denis (DJC), Inéké, Yakou, Païso et Ayu. Ils m'ont accueilli deux mois chez eux, à l'abattis en forêt Guyanaise, pour un stage et m'ont fait découvrir ces forêts majestueuses ainsi que la vie qu'on y mène. Mille mercis pour cette aventure qui a déclenché mon désir de poursuivre l'exploration de ces musées vivants.

Ce qui m'a le plus intéressé durant ces trois années de thèse a été d'apprendre énormément, grâce à mes lectures, mes moments de réflexion personnelle mais surtout grâce aux nombreuses rencontres et discussions que j'ai pu avoir avec les collègues, qui sont pour certains devenus des amis. C'est ce sentiment de découverte qui m'a, je pense, le plus stimulé et qui continue à me pousser vers la recherche.

Je tiens donc avant tout à remercier chaleureusement Raphaël Pélissier qui a été l'initiateur de ce projet de thèse et qui a mis à ma disposition tous les moyens nécessaires pour qu'il se déroule bien. Mes missions à Uppangala, en Inde, ont été particulièrement enrichissantes. La connaissance que Raphaël a du dispositif d'Uppangala (qu'il a vu naître) et de l'écologie de ce type de forêt ont été des atouts précieux dans mon travail. Malgré quelques difficultés au démarrage, il m'a accordé toute sa confiance, me laissant ainsi une grande liberté que j'ai vraiment appréciée. Ce n'est néanmoins pas cette liberté qui l'a empêché de m'accorder tout le temps dont j'avais besoin pour discuter et m'aider à valoriser mes résultats. Il a notamment su me rappeler, à juste titre et jusqu'à ce que cela devienne une évidence pour moi, que les modèles que j'utilisais n'étaient que des outils utiles pour répondre à des questions écologiques. Enfin, son aide et ses encouragements sur la dernière ligne droite ont été déterminants et je lui en suis grandement reconnaissant.

Malgré la distance, Benoît Courbaud m'a aussi soutenu dans toutes les étapes de mon travail et je l'en remercie. Sa curiosité en écologie et son expertise en modélisation m'ont notamment permis de me remettre en question à de nombreux égards et de pousser certaines de mes réflexions dans de bonnes directions. Je le remercie de la confiance qu'il a aussi su me témoigner durant ces trois ans.

Merci aussi à Gilles Le Moguédec pour les discussions que nous avons pu avoir sur les statistiques, qu'il a, à plusieurs reprises, décortiquées pour me les faire comprendre plus qu'apprendre aveuglément. Il m'a été beaucoup plus facile de retenir l'essentiel une fois que j'avais compris le détail.

Je tiens aussi tout particulièrement à remercier Valérie Roinel pour son enthousiasme et son aide capitale dans la préparation de mes différentes activités en dehors du labo.

Merci à tous les amis et collègues qui ont partagé ces trois années avec moi. Je pense notamment à Gopal, Ravi, Ayappan, Ramalingam, Aravajy, Adi, Jeyakumar, Cedric, Jules, Ruksan, Pierre, Monoj, Obaya, Alex, Vincent, Sophia, Mathieu, Julie, Camille, Audrey, Salima, Quentin, Sethu, Ajay, Jungpangi, Mohan, Damien, Seb, Mathieu, Tristan, Pol, Thomas, Guilhem, Jérôme, Yan, Marco, Louis, David, PJ, Julien, Lavinia, Merlin et encore bien d'autres. Tous les bons moments passés ensemble m'ont apporté au moins autant que les diverses collaborations que j'ai pu avoir pour avancer durant la thèse.

Ce paragraphe est aussi l'occasion de remercier profondément ma famille qui a toujours su me soutenir dans mes choix malgré l'éloignement que cela a pu engendrer, tout particulièrement pendant la thèse.

Enfin, un grand merci Diane pour tout ce que nous avons partagé, pour tes encouragements, pour le travail final ingrat et compliqué de relecture que tu as fait très efficacement sans même t'en plaindre et pour ton aide précieuse dans l'organisation de la « crémaillère de soutenance ».

Résumé	5
Abstract	6
Remerciements	7
Liste des Abréviations.....	11
1) Introduction	13
1.1. La place des forêts tropicales	13
1.1.1. Les forêts tropicales dans le monde	13
1.1.2. Forêts tropicales et changements globaux.....	14
1.1.3. Forêts tropicales et diversité biologique.....	15
1.2. Les processus démographiques : une clé pour comprendre la diversité des stratégies écologiques des espèces d'arbres	17
1.2.1. Les trois processus démographiques	17
1.2.2. Stratégies écologiques et coexistence des espèces	22
1.3. Modélisation des différents niveaux de variabilité des processus démographiques : une nouvelle piste pour mieux identifier les stratégies des espèces.	29
1.3.1. Importance de modéliser la variabilité des processus démographiques	30
1.3.2. Modélisation des différents niveaux de variabilité démographique	32
1.3.3. Simulation de la dynamique forestière.....	42
1.4. Uppangala, un site d'étude privilégié	43
1.4.1. Données climatiques	47
1.4.2. Caractéristiques générales de la communauté d'Uppangala.....	49
1.5. Questionnement scientifique et structure du manuscrit.....	50
1.5.1. Organisation des résultats principaux et complémentaires.....	52
1.5.2. Communications scientifiques	52
2) Stratégies de croissance	54
2.1. Introduction.....	55
2.2. Résultats principaux et discussion.....	55
3) Relations entre croissance et mortalité	59
3.1. Introduction.....	60
3.2. Résultats principaux et discussion.....	61
4) Simulations de la dynamique à Uppangala	67
4.1. Introduction.....	68

4.2.	<i>Résultats principaux et discussion</i>	69
5)	<i>Discussion générale</i>.....	74
5.1.	<i>Niveaux et sources de variabilité des processus démographiques</i>	74
5.2.	<i>Variabilité démographique et notion de niche écologique</i>	76
5.3.	<i>Variabilité démographique et stratégies écologiques des espèces</i>	79
5.4.	<i>Dynamique du peuplement forestier d’Uppangala</i>	81
5.5.	<i>Limites et perspectives de l'approche</i>	82
	<i>Conclusion</i>	84
	<i>Références</i>.....	85
	<i>Annexe 1 : Le Bec et al. (accepted in PLoS One)</i>	99
	<i>Annexe 2 : Le Bec et al. (in prep for Journal of Ecology)</i>	134
	<i>Annexe 3 : Le Bec et al. (in prep for The American Naturalist)</i>.....	159
	<i>Annexe 4 : Le Bec et al. (in prep for Journal of Tropical Ecology)</i>	179

Liste des Abréviations

Table I : Liste des abréviations utilisées dans le manuscrit

Abréviation	Signification
AMAP	Botanique et modélisation de l'architecture des plantes et des végétations
AMSL	Above mean sea level
Capsis	Computer-aided projection of strategies in silviculture
CIESIN	Center for international earth science information network
CIRAD	Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement
CNUED	Conférence des nations unies sur l'environnement et le développement
CTFSNET	Center for tropical forest network
DBH	Diameter at breast height
FTH	Forêts tropicales humides
GBH	Girth at breast height
HDR	Habilitation à diriger des recherches
IFP	Institut français de Pondichéry
INRA	Institut national de la recherche agronomique
IPCC	Intergovernmental panel on climate change
IRD	Institut de recherche pour le développement
IRSTEA	Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture
IUFRO	International union of forest research organizations
MNT	Modèle numérique de terrain
NASA	National aeronautics and space administration
PEC	Principe d'exclusion compétitive
PET	Potential evapotranspiration
PIB	Produit intérieur brut
RITEs	Random individual and temporal effects
SEDAC	Socioeconomic data and applications center
SIG	Système d'information géographique
SPEI	Standardised precipitation-evapotranspiration index
SPI	Standardized precipitation index
UPSP	Uppangala permanent sample plots

1) Introduction

1.1. La place des forêts tropicales

1.1.1. *Les forêts tropicales dans le monde*

Les forêts, et plus particulièrement les forêts tropicales humides (FTH), ont depuis des siècles été sources de nourriture, eau, médicaments, fibres et autres matériaux. Elles jouent aussi un rôle crucial dans la régulation du climat en tant qu'acteur majeur dans les cycles de l'eau et du carbone atmosphérique. Néanmoins, l'avenir de ces vastes écosystèmes (distribution mondiale actuelle en Figure 1.1) est actuellement tout aussi menacé que leur fonctionnement est méconnu. Depuis longtemps, certains acteurs du monde forestier tentent d'alerter la communauté internationale quant aux menaces qui pèsent sur ces écosystèmes mais ces actions n'ont pour le moment eu que peu d'impact. Les enjeux économiques à court terme l'emportent encore très largement sur des enjeux bien plus importants qui entourent la gestion durable de ces écosystèmes. Aujourd'hui encore, ces forêts disparaissent à un rythme effréné (un quart de la surface de la France tous les ans¹).

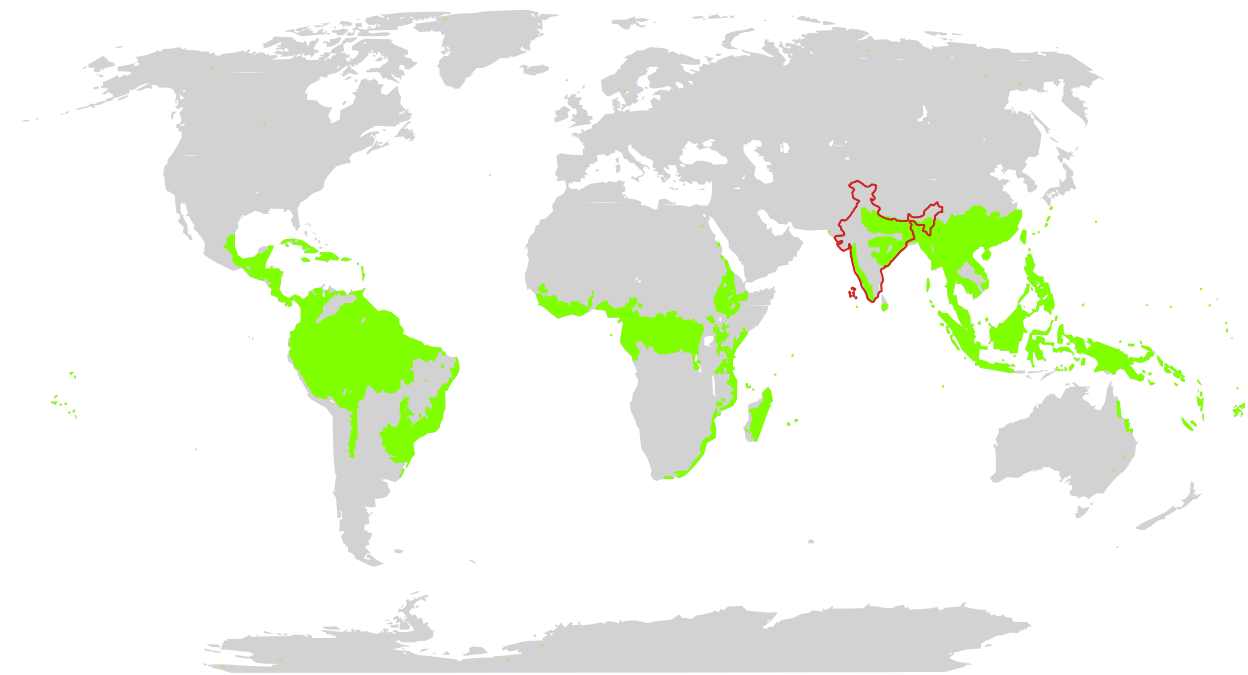


Figure 1.1 : Distribution mondiale des forêts tropicales sèches et humides (vert). L'Inde est localisée en rouge (Source : CIESIN - Columbia University. 2012. NASA (SEDAC)).

¹<http://www.ird.fr/la-mediatheque/expositions/expositions-disponibles-en-pre/les-forets-tropicales-humides-avenir-de-la-planete>

Ces forêts constituent les écosystèmes les plus diversifiés et probablement les plus complexes que nous connaissons. Elles abriteraient au moins 50% (jusqu'à 90% selon Burley 2002) des espèces connues sur seulement 7 à 8% des terres émergées (Wilson 1988). C'est en particulier cette diversité qui les rend si précieuses et multifonctionnelles. C'est peut être aussi ce qui les rend si vulnérables. En effet, leur fonctionnement complexe et méconnu empêche l'Homme d'exploiter durablement les nombreuses ressources qu'elles produisent². Il est par exemple bien plus facile intellectuellement et "rentable" à court terme d'y réaliser une exploitation massive et ponctuelle de bois et d'y replanter du soja ou des palmiers plutôt que d'adopter une gestion raisonnée.

Les conséquences de la dégradation de ces écosystèmes sont maintenant bien établies, notamment en termes de perte de diversité animale et végétale (Bellard *et al.* 2012). Certains auteurs (May 1999) parlent même d'une 6^{ème} extinction massive des espèces.

Mieux comprendre le fonctionnement de ces forêts est nécessaire si l'on souhaite les préserver sans nécessairement les mettre sous cloche et condamner la vie quotidienne des plusieurs centaines de millions d'êtres humains qui en dépendent. De nombreux axes de recherche appliqués à la sylviculture, aux productions agroforestières, aux services écosystémiques rendus ou encore au bois énergie ont cette vocation. Cependant, bien souvent, les systèmes étudiés sont très simplifiés (plantations) ou déjà lourdement impactés par l'Homme et les forêts naturelles restent méconnues. De multiples aspects du fonctionnement naturel de ces écosystèmes intéressent pourtant la communauté scientifique. Deux questions suscitent notamment beaucoup d'intérêt actuellement :

- Dans quelles mesures les forêts tropicales réagissent aux changements actuels du climat?
- Quels sont les mécanismes qui permettent la coexistence d'autant d'espèces d'arbres?

1.1.2. *Forêts tropicales et changements globaux*

Depuis quelques années, le « réchauffement climatique » et, de manière plus générale, les « changements globaux du climat » sont au centre de nombreuses discussions scientifiques, politiques et médiatiques (IPCC 2013). Il est désormais établi que la température atmosphérique moyenne sur le globe a augmenté (environ 0.5°C depuis 1970), que la concentration de CO₂ atmosphérique est en augmentation exponentielle depuis l'ère préindustrielle (augmentation de 40% en deux siècles et demi) et que les régimes de mousson vont très probablement changer³ (intensification des événements El Niño) (IPCC 2013).

Quelles qu'en soient les origines, ces modifications atmosphériques semblent avoir de lourdes

² L'Homme a depuis longtemps exploité les forêts, et de manière durable, mais de façon très extensive. Aujourd'hui, la demande mondiale en produits forestiers pousse à exploiter de manière beaucoup plus intensive.

³ Les prédictions concernant les régimes de pluies sont les plus incertaines selon le rapport IPCC 2013.

conséquences sur les écosystèmes et plus particulièrement sur les forêts. En effet, les arbres, n'ont pas la possibilité de se déplacer et ont des cycles de développement lents, ce qui rend leur adaptation incertaine face à des changements du climat si rapides. Les forêts jouent un rôle important dans la régulation du climat. Elles stockent du carbone atmosphérique et pourraient ainsi limiter la hausse de CO₂ atmosphérique observée. Pour ces raisons, l'influence du climat sur les forêts a suscité de nombreuses études. Certaines de ces études montrent par exemple que les événements climatiques extrêmes (dont la fréquence semble augmenter) provoquent une hausse de la mortalité des arbres. Cette hausse de mortalité serait due en particulier à des stress physiques ou physiologiques (Allen *et al.* 2010) et entraînerait plutôt une libération du carbone stocké. Phillips *et al.* (2010) suggèrent aussi que des sécheresses répétées provoqueraient un changement de la composition fonctionnelle des peuplements (arbres notamment plus petits). Ces variations fonctionnelles provoqueraient alors des changements dans la capacité de ces forêts à stocker du carbone. Les modifications atmosphériques liées aux changements globaux entraîneraient aussi la libération d'une partie du carbone stocké dans le sol de ces forêts en modifiant les cycles biogéochimiques du sol (Schlesinger and Andrews 2000, Sayer *et al.* 2011). Au contraire, d'autres études montrent que l'augmentation de la température et du CO₂ atmosphériques pourrait avoir un effet de fertilisation sur les arbres en stimulant leur croissance, entraînant ainsi un stockage de carbone (Curtis and Wang 1998, Norby *et al.* 2005). Cependant, une fertilisation atmosphérique pourrait aussi entraîner une accélération de la dynamique des FTH en favorisant les espèces à forte croissance et courte longévité (Pucko *et al.* 2011). Cet effet pourrait compenser les effets précédents (Bugmann and Bigler 2011) et même entraîner une baisse du stock de carbone (Korner 2004) sur le long terme.

Il n'y a donc pas consensus autour de ces questions qui suscitent actuellement de nombreuses discussions (Malhi and Phillips 2004, Lewis *et al.* 2006, Wright 2006, Pan *et al.* 2011, Cernusak *et al.* 2013, Joseph Wright 2013). Même si la nature de la réaction des FTH fait largement débat, la nécessité de mieux comprendre leur fonctionnement fait l'unanimité. Il est crucial d'être capable de prédire avec plus de certitude le devenir de ces forêts qui représentent environ 20% du stock de carbone terrestre pour pouvoir influencer les politiques publiques et espérer conserver ces écosystèmes uniques par leur étendue et leur diversité.

1.1.3. Forêts tropicales et diversité biologique

Outre leurs enjeux climatiques, les FTH sont des écosystèmes importants car ils présentent une diversité animale et végétale inégalée. On trouve par exemple plus de 250 espèces d'arbres (de plus de 10cm de diamètre) dans un hectare de certaines FTH (Wright 2002), et quasiment autant d'espèces différentes dans l'hectare voisin. L'origine de cette diversité n'est pas certaine mais une théorie évolutive semble actuellement dominer (détaillée notamment par Schemske, 2002). Sous l'influence des glaciations marquées dans l'hémisphère nord, certaines zones intertropicales se

seraient fragmentées et auraient pu constituer des refuges isolés. Lors de ces périodes d'isolement géographiques, chaque îlot se serait diversifié (indépendamment des autres) par des mécanismes de spéciation résultant de processus de sélection naturelle. Cela aurait alors favorisé l'adaptation des espèces à des niches de plus en plus spécialisées. Durant les périodes plus chaudes, les populations de nouveau en contact se seraient mélangées, créant ainsi une diversité très forte. Les mécanismes évoqués dans la littérature pour expliquer le maintien et la coexistence d'un si grand nombre d'espèces dans ces zones (Chesson 2000, Rees *et al.* 2001, Wright 2002, Silvertown 2004, Tilman 2004, Adler *et al.* 2010) sont en revanche d'ordre écologique et non évolutif (Denslow 1987, voir section 1.2.2).

Cette diversité intéresse l'Homme car elle est source de nombreux produits (médicaments, matériaux, ressources génétiques agricoles...). Il est toutefois important de rappeler qu'avant tout, elle possède une valeur intrinsèque, en tant que patrimoine vivant, fruit de millions d'années d'évolution, qui est inestimable et qui ne devrait pas être sacrifiée pour des raisons économiques. Dans le but de sensibiliser l'opinion publique et politique, différentes initiatives ont vu le jour pour quantifier ce que représenterait financièrement la perte de cette biodiversité (Costanza *et al.* 1997). Même s'il est regrettable de devoir vendre les services du milieu dans lequel nous vivons pour le protéger, il est intéressant de constater que les montants estimés de ces transactions sont bien plus élevés que les profits économiques actuellement engendrés par l'exploitation non durable de ces forêts. A l'échelle globale, Costanza *et al.* (1997) ont même estimé que la valeur de services écosystémiques rendus par la biosphère serait environ trois fois plus importante que le PIB mondial. Encore plus frappant, un professeur indien, T.M. Das a estimé qu'un arbre produisait des services écosystémiques équivalent à près de 200000 dollars en 50 ans⁴. Le paiement pour services écosystémiques pourrait servir d'outil percutant pour sensibiliser les décideurs⁵.

Quelles qu'en soient les motivations, au cours de ces dernières années, la conservation de la biodiversité est progressivement passée au premier plan des préoccupations environnementales internationales. La Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED) tenue en 1992 à Rio de Janeiro a officiellement mis ces préoccupations sur le devant de la scène internationale.

⁴ Publié dans la revue *Indian Biologist*, Vol XI, No. 1-2, 1979

⁵ Cet outil est malheureusement parfois détourné et utilisé comme outil marketing par certaines multinationales qui achètent en quelques sortes un droit à polluer.

1.2. Les processus démographiques : une clé pour comprendre la diversité des stratégies écologiques des espèces d'arbres

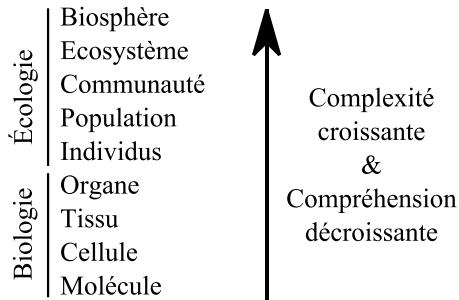


Figure 1.2: Hiérarchie des différents niveaux d'organisation du vivant et de leur complexité (adapté de Wiener, 2012)

Les FTH sont souvent qualifiées d'hétérogènes (c.-à-d. plurispécifiques et inéquiennes). Ces communautés (Figure 1.2) d'arbres (c.-à-d. assemblages d'espèces) qui grandissent, meurent et sont renouvelées ont depuis longtemps fasciné les écologues. Cet intérêt provient non seulement de leur diversité spécifique mais aussi de leur diversité en termes de stratégies écologiques des espèces. Rappelons que l'écologie⁶ est "la science des relations des organismes avec le monde environnant, c'est-à-dire, dans un sens large, la science des conditions d'existence" (Haeckel 1866). L'écologie

des communautés est plus particulièrement la science des conditions de coexistence des espèces. Ainsi, le but principal de nombreuses études empiriques et théoriques en écologie a été de comprendre l'effet de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des habitats sur la coexistence des espèces et la dynamique des communautés (Holt and Barfield 2003). En forêt, l'étude des trois processus démographiques (croissance, mortalité et régénération) est fondamentale dans la compréhension de la dynamique et permet de mieux appréhender la manière dont les différentes populations d'arbres (espèces) se développent et interagissent pour constituer la communauté.

1.2.1. Les trois processus démographiques

Croissance

Tout au long de sa vie un arbre croît. Il s'agit à la fois de croissance primaire (c.-à-d. la croissance en longueur des différents axes constituant la plante) et de croissance secondaire⁷ (c.-à-d. la croissance en épaisseur, ou en diamètre, de ces mêmes axes). La croissance primaire (en hauteur) des arbres est parfois étudiée mais les difficultés rencontrées pour mesurer la hauteur des arbres avec les outils classiques (p. e. Laser Vertex) sont importantes et limitent ce genre d'étude. La croissance secondaire (notamment via le diamètre du tronc, mesurée à hauteur de poitrine, à 1,30 m du sol : le *dbh*) est donc plus communément étudiée pour des raisons pratiques mais aussi parce qu'elle présente un intérêt du point de vue scientifique. En effet, comprendre la croissance en diamètre permet par exemple de mieux évaluer la manière dont une forêt stocke le carbone

⁶ Le terme provient du grec *oikos* (habitat) et *logos* (science) c'est-à-dire : science de l'habitat.

⁷ A noter que les palmiers ne réalisent pas de croissance secondaire.

atmosphérique. L'existence de relations allométriques entre les différents compartiments de l'arbre (Madelaine-Antin 2009) permet par extension d'estimer la croissance primaire.

La croissance en diamètre résulte de la mise en place de nouvelles cellules vivantes sur la périphérie des axes (tronc et branches). La superposition de ces nouvelles couches de cellules permet de remplacer les plus internes et anciennes ayant une durée de vie limitée et qui, à terme, ne peuvent plus exercer leur fonction de transport des sèves brutes et élaborées. Dans le cas où la croissance de l'arbre n'est pas continue (p. e. arrêt de croissance en hiver en milieu tempéré ou en saison sèche en milieu tropical), ce système de croissance par ajout de couches concentriques peut donner naissance à des marqueurs anatomiques dans le bois (cernes de croissance) qui peuvent être utilisés pour évaluer l'âge des arbres (en comptant les cernes, par exemple sur des carottes réalisées dans le tronc). En FTH, les cernes sont en général peu marqués et peu corrélés à l'unité de temps annuelle (malgré une alternance de saisons sèches et humides) (Whitmore 1990). Il en résulte que l'âge des arbres est généralement inconnu, compliquant ainsi les analyses démographiques par rapport aux forêts tempérées ou boréales (Nath *et al.* 2012).

La croissance résulte du processus de photosynthèse permettant la transformation du CO₂ atmosphérique en glucides grâce à l'énergie lumineuse. Ces glucides peuvent être utilisés pour la construction des nouvelles cellules ou pour la constitution de réserves (au détriment de la croissance). Ainsi, c'est par sa croissance que l'arbre stocke de la biomasse⁸. C'est aussi la croissance de l'arbre qui lui permet d'atteindre des dimensions parfois importantes et d'échapper aux herbivores des strates inférieures ou d'atteindre la canopée où la quantité de lumière est plus importante. La vitesse de croissance est donc un élément déterminant dans le développement d'un arbre et pour caractériser sa stratégie écologique.

La croissance est un processus très variable (Swaine *et al.* 1987) qui est notamment sensible à des variations climatiques (Clark and Clark 1994) ou à d'autres variables environnementales (Nath *et al.* 2006). Il est aussi clairement établi que les espèces présentent de manière inhérente des différences en termes de croissance (Bloor and Grubb 2003, Reich 2014). Certains traits (dits « fonctionnels ») morphologiques (p. e. taille et épaisseurs des feuilles) ou physiologiques (p. e. composition chimique des feuilles) diffèrent fortement entre espèces et contribuent à ce que ces espèces diffèrent en termes de croissance (Poorter *et al.* 2008, Reich 2014). Ainsi certaines espèces sont capables, de manière inhérente, de croître rapidement tandis que d'autres ne le sont pas. De la même manière, certaines espèces sont capables d'ajuster leur croissance aux variations du milieu (disponibilité des ressources : eau, lumière, nutriments, etc.) tandis que d'autres ne le peuvent physiologiquement pas. Enfin, la croissance des arbres peut varier en fonction de leur taille ou stade de maturité, et cela, de manière différente selon les espèces (Héroult *et al.* 2011). Au cours de l'ontogénie d'un arbre, certains de ses traits peuvent évoluer, lui permettant ainsi de

⁸Le carbone ainsi fixé ne participe plus à l'effet de serre dans l'atmosphère.

croître plus vite ou au contraire le limitant dans sa croissance. Par exemple, au fur et à mesure que l'arbre grandit, son houppier peut se développer et s'étaler, lui permettant ainsi d'augmenter sa photosynthèse et de croître plus vite. A mesure que l'arbre continue de grandir, certaines contraintes physiques telles que le transport de la sève des racines jusqu'aux feuilles peuvent apparaître et entraîner une réduction de la croissance.

En somme, les différences de croissance entre espèces (variabilité interspécifique) sont en partie liées à la manière dont la croissance change pour les individus d'une même espèce (variabilité intraspécifique). Cette dernière peut résulter de l'hétérogénéité des conditions de croissance que les différents individus expérimentent (niveau de ressources, compétition pour les ressources, taille ou stade ontogénique des individus, etc.) mais aussi de différences génétiques entre individus d'une même espèce. Ces différences génétiques entre individus de la même espèce peuvent alors aboutir à des croissances tout à fait différentes dans des conditions pourtant exactement identiques. Cette variabilité génétique populationnelle (c.-à-d. population hétérogène) et l'évolution lente (voir nulle) des conditions du milieu en forêt fermée font que la croissance d'un arbre est un processus conservatif (Swaine *et al.* 1987, Worbes 1999, Brien *et al.* 2006, Clark *et al.* 2010, Bowman *et al.* 2012). En d'autres termes, d'une année sur l'autre, la croissance d'un arbre a tendance à ne changer que très peu, le processus étant alors autocorrélé. Ainsi, cette variabilité intraspécifique est qualifiée par certains auteurs (Uchmański 2000, Vieilledent 2009, Clark *et al.* 2010) de variabilité individuelle (sous-entendu variabilité interindividuelle).

Enfin, il est intéressant de noter que, contrairement à l'idée que l'on peut s'en faire, la croissance moyenne en diamètre d'un arbre en FTH est faible, de l'ordre de 2-3 mm par an (Swaine *et al.* 1987, Clark and Clark 1996, Madelaine-Antin 2009, Rozendaal *et al.* 2010, Rüger *et al.* 2011a). Le niveau de compétition pour les ressources (eau, nutriment, espace, lumière) est fort dans de tels écosystèmes. Il en résulte que, même si l'hétérogénéité spatiale du milieu permet à certains arbres d'avoir une forte croissance (p. e. dans les ouvertures de la canopée appelées trouées⁹), la croissance individuelle moyenne reste faible. Il est donc important que les mesures de diamètre soient précises. L'utilisation d'un dendromètre ruban installé de façon permanente sur le tronc permet d'éviter les imprécisions liées à la position de la mesure. La forte résolution présentée par ce type de rubans, ainsi que leur coût modéré, en fait donc un instrument de mesure de diamètre idéal.

Mortalité

Certains auteurs suggèrent que les arbres sont potentiellement immortels (Molisch 1938, Peñuelas and Munné-Bosch 2010) car capables de remplacer indéfiniment leur appareil végétatif (via une croissance indéfinie, des mécanismes de réitération ou la reproduction végétative par drageonnement par exemple). En réalité, de nombreux facteurs font que les arbres ont une durée

⁹ Le plus souvent, une trouée est le résultat de la chute d'un arbre : un chablis

de vie qui est limitée (qui reste néanmoins longue, pouvant atteindre par exemple 1000 ans selon Martínez-Ramos and Alvarez-Buylla, 1998). On distingue plusieurs types de mortalité pour les arbres en forêt. Il peut s'agir d'un processus rapide dans le cas d'une tempête (mortalité catastrophique) ou lent dans les cas de mortalité sur pied (qualifiée de "background mortality", Lugo and Scatena 1996, Antón Fernández 2008). Il a été montré que le dépérissement d'un arbre pouvait durer plusieurs décennies (Cherubini *et al.* 2002, Bigler and Bugmann 2003). L'aspect stochastique de la mortalité catastrophique et la dimension temporelle impliquée dans la mortalité naturelle font de la mortalité un évènement difficile à prédire (Antón Fernández 2008). La compréhension des patrons de mortalité est pourtant cruciale, autant d'un point de vue appliqué (p. e. évaluation de la biomasse ou des récoltes forestières) que plus théorique (exclusion compétitive de certaines espèces, stratégie écologique...).

La mortalité est un processus important de la dynamique forestière pour plusieurs raisons. La mort d'un arbre peut entraîner localement l'ouverture de la canopée, créant ainsi une certaine hétérogénéité des conditions lumineuses favorisant la régénération. Elle peut conduire à la libération du carbone fixé par l'arbre tout au long de sa vie, elle a donc des implications en termes de stockage de carbone (Saleska 2003). Il s'agit aussi du moment où un individu génétiquement unique disparaît du peuplement, il s'agit donc d'un processus important d'un point de vue évolutif (Franklin *et al.* 1987, Service 2000). Enfin, on peut rappeler qu'un arbre mort peut aussi être considéré comme une ressource pour l'écosystème¹⁰ (Franklin *et al.* 1987).

Même si le lien entre croissance et mortalité diffère probablement d'une espèce à l'autre (Wunder *et al.* 2008), la croissance et la mortalité d'un arbre sont des processus intimement liés. D'un point de vue physiologique, un arbre qui ne remplace pas ses cellules conductrices (qui ne croît plus) est voué à mourir. Inversement un arbre mort (p. e. cassé lors d'une tempête) ne peut bien sûr plus croître. La croissance d'un arbre a donc fréquemment été considérée comme un indicateur de sa vigueur (Kaufmann 1996, Wyckoff and Clark 2002, Bigler and Bugmann 2003, Gillner *et al.* 2013) et utilisée comme prédicteur de mortalité. D'un point de vue statistique et modélisation, la croissance est qualifiée de variable endogène, ou interne, au processus de mortalité (Kalbfleisch and Prentice 2002, Rizopoulos 2012).

De nombreuses études ont montré que certains facteurs comme la compétition ou la sécheresse augmentent le risque de mortalité (Kobe 1999, Bloor and Grubb 2003, Allen *et al.* 2010, Phillips *et al.* 2010, de Toledo *et al.* 2011, Rüger *et al.* 2011b) mais il est aussi fortement probable que le risque de mortalité dépende de facteurs environnementaux¹¹ non observés ou de facteurs génétiques (Service 2000). On s'attend à ce que ces facteurs aient aussi une influence sur la croissance, qui est donc supposée en résumer les effets indirects sur la mortalité. En plus de ces

¹⁰ En tant que producteur primaire, l'arbre est à la base d'une chaîne alimentaire impliquant une microfaune diversifiée.

¹¹ Le terme « facteurs de fragilité » est parfois employé.

effets indirects, certains facteurs peuvent avoir des effets directs sur la mortalité (c.-à-d. n'induisant pas de modification de la croissance). La densité et la taille du voisinage d'un arbre peuvent avoir un effet indirect négatif sur la survie en entraînant une baisse de croissance liée à la compétition. Au contraire certains auteurs ont montré qu'un voisinage dense pouvait fournir une protection mécanique et une protection de groupe¹² ("herd effect") aux arbres et ainsi avoir un effet direct positif sur la survie (Peters 2003). De la même façon, un arbre peut augmenter/diminuer sa croissance au cours de son ontogénie (ce qui réduit/augmente *a priori* son risque de mortalité) mais devenir plus sensible à des facteurs comme le vent (car un arbre de grande dimension est potentiellement moins stable). Ces effets parfois antagonistes d'un facteur explicatif sont potentiellement à l'origine de résultats contradictoires dans la littérature scientifique. Rüger *et al.* (2011b) ont par exemple montré que pour la majorité des espèces sur le site de Barro Colorado Island (BCI) au Panama la mortalité augmentait avec la quantité de lumière disponible alors que Kobe (1999) a montré le résultat inverse sur le site de La Selva Biological Station¹³ au Costa Rica. Ainsi, la caractérisation des effets directs et indirects de la disponibilité en lumière ou plus généralement du niveau de compétition subi par les arbres pourrait permettre de mieux identifier les mécanismes en jeu dans le processus de mortalité.

Des résultats contradictoires concernant le lien entre la taille des arbres et leur mortalité sont aussi fréquents dans la littérature. Thomas *et al.* (2013) rapporte par exemple une mortalité étonnamment faible des grands arbres en Amazonie alors que d'autres études montrent que la mortalité augmente pour les grands arbres après avoir atteint un plateau (Chao *et al.* 2008, Hurst *et al.* 2011, Rüger *et al.* 2011b, Aubry-Kientz *et al.* 2013). Ce constat pose non seulement la question du rôle des effets directs et indirects de la taille des arbres sur leur mortalité mais aussi la question du rôle de la sénescence chez les arbres (Watkinson 1992, Salguero-Gómez *et al.* 2013). En effet, certains auteurs remettent en question l'universalité des mécanismes de sénescence chez les arbres (Molisch 1938, Peñuelas and Munné-Bosch 2010) ou de manière plus générale chez les organismes à croissance indéfinie (Vaupel *et al.* 2004). Il est donc là aussi important de bien identifier les changements de mortalité avec la taille des arbres, qui seraient potentiellement liés à des mécanismes de sénescence (contrairement aux effets purement mécaniques liés à la taille de l'arbre).

Enfin, la mortalité est un évènement rare et s'avère donc être un processus difficile à étudier, *a fortiori* pour les nombreuses espèces rares en FTH, et qui plus est pour les gros arbres (Clark and Clark 1996). La majorité des études rapportent des taux de mortalité annuelle de l'ordre de 1% (Swaine *et al.* 1987).

¹² La présence de nombreux voisins peut diminuer le risque de subir une attaque de prédateurs dans le cas du troupeau ou de pathogènes divers dans le cas des arbres.

¹³ BCI et La Selva sont parmi les plus grands et anciens dispositifs d'études permanents en FTH.

Recrutement

Le recrutement correspond au moment où un arbre atteint une taille seuil (généralement un diamètre de 10 cm) et est considéré dans les suivis démographiques. Le recrutement est la résultante de plusieurs processus : la dispersion primaire (ex : par la gravité ou le vent) et secondaire (ex : par des rongeurs) des graines, leur germination ainsi que la croissance et la survie des plantules (Getzin *et al.* 2014). A l'instar de la mortalité, il s'agit aussi d'un événement rare qui s'avère difficile à étudier sans des jeux de données très conséquents.

Le principe de limitation de la dispersion des graines (Hubbell *et al.* 1999) prédit que les graines se dispersent en priorité à proximité des arbres parents. Dans le même temps l'hypothèse de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) prédit qu'à proximité des parents ou au moins d'individus de la même espèce, la survie des jeunes arbres est limitée par un plus grand nombre de prédateurs ou pathogènes propres à l'espèce. La lumière est aussi souvent proposée comme un facteur déterminant pour la régénération (Rüger *et al.* 2009, Laurans *et al.* 2012, Philipson *et al.* 2012). Certains auteurs ont montré que la germination n'était quasiment pas influencée par la lumière. Ce qui détermine le succès d'installation est plutôt la survie des jeunes arbres (Kyereh *et al.* 1999), survie parfois favorisée ou défavorisée par la lumière (voir partie précédente). De plus, certains traits fonctionnels spécifiques peuvent influencer le succès du recrutement en fonction des conditions lumineuses (Laurans *et al.* 2012). Ainsi, il est attendu que toutes les espèces ne répondent pas de la même manière au niveau de compétition locale en termes de recrutement. L'ensemble de ces processus qui se compensent parfois font que le recrutement semble pouvoir avoir lieu partout et qu'il ne dépende pas forcément de la distance à des individus de la même espèce à l'échelle d'une parcelle (Getzin *et al.* 2014). Néanmoins, identifier ces différences entre espèces s'avère souvent difficile par manque d'information, d'autant plus qu'une espèce est rare. Le recrutement des espèces rares est pourtant un mécanisme clé pouvant expliquer leur coexistence avec les espèces plus abondantes.

1.2.2. Stratégies écologiques et coexistence des espèces

Le maintien de la remarquable diversité spécifique des FTH est très vraisemblablement dû à des mécanismes écologiques (Denslow 1987). Le processus dans son ensemble reste néanmoins encore loin d'être parfaitement compris. Depuis plus d'un siècle les écologues essaient de comprendre comment un si grand nombre d'espèces (notamment d'arbres) coexistent alors que des théories validées dans d'autres champs de l'écologie ou sur des communautés plus simples prédisent un phénomène d'exclusion progressive d'un grand nombre d'espèces. Ce principe d'exclusion compétitive (PEC) de Gause (1934), qui prédit que pour que N espèces coexistent il faut au minimum N ressources dans le milieu (c.-à-d. facteurs limitants), est soutenu par les prédictions de modèles mathématiques (p. e. modèle de Lotka et Volterra, Volterra and Brelot 1931) mais rarement observé (le paradoxe du plancton de Hutchinson (1961) en est probablement

l'illustration la plus célèbre). Cela provient certainement du fait que la plupart des modèles prédisant une exclusion compétitive requièrent des hypothèses assez fortes. Une hypothèse importante de Volterra est par exemple *« l'homogénéité des individus de chaque espèce, négligeant les variations d'âge et de taille, et d'invariance dans le temps de cet individu type »* (condition vraisemblablement jamais rencontrée en conditions naturelles).

Cette approche (PEC) a toutefois historiquement constitué une vision nouvelle des systèmes écologiques avec comme principe sous-jacent le fait que des processus déterministes étaient les moteurs des associations d'espèces observées. De nombreux mécanismes impliqués dans la coexistence des espèces ont par la suite été proposés et Palmer (1994) en a par exemple recensé 120 (qu'il considère comme faisant partie d'une liste non exhaustive). Il conclut finalement que le point commun entre tous ces travaux est que la coexistence est permise si au moins une des sept conditions requises pour l'exclusion est violée (Palmer 1994, Wright 2002) :

1. Temps suffisamment long pour atteindre l'état d'équilibre (c.-à-d. l'exclusion)
2. L'environnement ne change pas dans le temps
3. L'environnement ne change pas dans l'espace
4. La croissance d'une population est limitée par une ressource
5. Les espèces rares n'ont pas d'avantage démographique démesuré
6. Les espèces doivent avoir la capacité physique d'être en compétition
7. Il n'y a pas d'immigration de nouveau individus ou nouvelles espèces

Le corollaire du PEC formulé par Gause (1934) consiste à dire que si deux espèces écologiquement semblables coexistent, c'est qu'elles ont nécessairement réalisé une différenciation de niches. Selon la définition classique de Hutchinson (1957), la niche écologique d'une espèce est un sous-ensemble borné d'un espace défini par des axes représentant des caractéristiques ou des ressources du milieu. Les caractéristiques du milieu incluent des variables telles que la température tandis que les ressources décrivent par exemple la lumière, l'eau ou les nutriments. Les caractéristiques peuvent aussi avoir une dimension temporelle ou inclure les relations de l'espèce avec son milieu (Chesson 1991), comme la compétition entre individus par exemple. En étant adaptées à des conditions particulières du milieu, les espèces se le partagent et peuvent coexister (c'est le concept de « niche partitioning »). Il existe donc normalement, d'après cette théorie, des conditions du milieu qui permettent à toute espèce d'être plus performante que les autres (au moins en termes de survie et succès reproducteur). Dans d'autres conditions, elle est moins performante que les autres (Figure 1.3). Certaines espèces sont très spécialisées et nécessitent des conditions très particulières tandis que d'autres sont dites généralistes et peuvent se développer dans une gamme bien plus grande de conditions de milieu. La notion de largeur de niche est utilisée pour quantifier ce phénomène (Figure 1.3) et se réfère d'une part à la plasticité des individus de l'espèce mais aussi aux différences intrinsèques entre individus (p. e. différences génétiques).

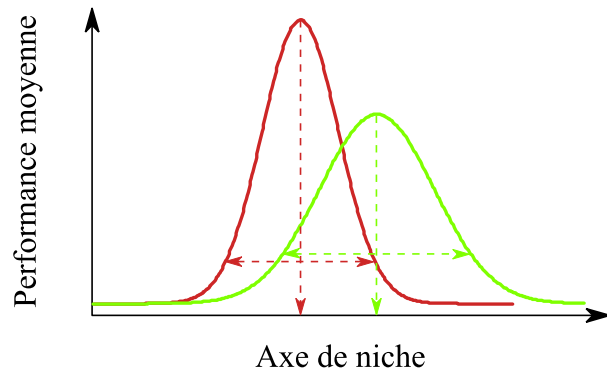


Figure 1.3 : Représentation schématique de la niche de deux espèces (verte et rouge) le long d'un unique axe. Les flèches verticales pointent les positions moyennes de la niche des espèces le long de cette dimension tandis que les doubles flèches horizontales représentent la largeur de ces niches. L'axe de niche représenté ici peut par exemple correspondre au niveau d'humidité dans le sol ou à la quantité de lumière reçue.

La performance d'une espèce dans des conditions données, autrement dit, sa niche, est en partie déterminée par son syndrome de traits fonctionnels ou de traits d'histoire de vie (Rees *et al.* 2001, Violle and Jiang 2009). Certaines espèces dites « pionnières » ont par exemple la capacité de coloniser très vite les milieux ouverts. Leur syndrome de traits comprend notamment une forte fécondité, des graines petites à forte dispersion, une croissance rapide quand les conditions lumineuses sont bonnes et faible quand les conditions lumineuses sont mauvaises. De façon opposée, les espèces dites « tolérantes à l'ombre » sont plutôt adaptées à occuper les milieux déjà fermés, avec un syndrome de traits comprenant une faible fécondité, de grosses graines à faibles dispersion et une croissance faible quelles que soient les conditions lumineuses (Rees *et al.* 2001, Poorter *et al.* 2008). Un syndrome de traits conférant à une espèce un avantage dans des conditions données pourra néanmoins s'avérer désavantageux dans d'autres conditions (en raison de contraintes physiques ou chimiques internes à tout organisme). Une des contreparties au syndrome de traits caractérisant les espèces pionnières est par exemple leur faible survie à l'ombre (c.-à-d. quand le milieu est fermé) tandis qu'elle est bonne pour les espèces tolérantes à

Table 1.1 : Quelques exemples de compromis entre traits (fonctionnels ou d'histoire de vie) mis en évidence dans la littérature en forêt tropicale.

Compromis	Références
croissance vs. mécanismes de défense	Fine et al. 2006
reproduction précoce vs. fécondité	Thomas 1996
recrutement vs. croissance	Kohyama 1993
nombre vs. taille des feuilles.	Poorter et al. 2006
colonisation vs. compétition	Chesson 2000, Courbaud et al. 2012, Uriarte et al. 2012
taille vs. nombre de graines.	Westoby et al. 1992, Leishman 2001
durée de vie vs. masse surfacique des feuilles	Westoby et al. 2002
tolérance aux sols engorgés vs. sols secs	Silvertown 2004

l'ombre (Valladares and Niinemets 2008), d'où ce terme de tolérance à l'ombre¹⁴. Ainsi, ces caractéristiques non optimales selon tous les axes peuvent être vues comme des compromis ou « trade-offs » en anglais (Tilman 2004, Dent and Burslem 2009). Plusieurs compromis entre traits démographiques ou plus généralement d'histoire de vie ont été mis en évidence (Table 1.1), mais le plus cité a certainement été le compromis entre croissance en lumière et mortalité à l'ombre (Figure 1.4), fréquemment utilisé pour caractériser la stratégie de tolérance à l'ombre des espèces d'arbre (Kitajima 1994, Pacala *et al.* 1996, Walters and Reich 1996, Rees *et al.* 2001, Dalling and Hubbell 2002, Sterck *et al.* 2006, Wright *et al.* 2010).

Certains auteurs ont néanmoins montré que ce compromis croissance vs. mortalité n'apparaissait pas toujours (Clark *et al.* 2010, McMahon *et al.* 2011). En outre, on constate (Figure 1.4) que si certaines espèces sont absentes de la communauté (ex : des espèces strictement pionnières au comportement bien marqué), le compromis apparaît beaucoup moins nettement. Inversement, le fait que ce compromis semble assez net pour des groupes d'espèces aux stratégies très contrastées (ex : des pionnières à forte croissance et des tolérantes à l'ombre à faible croissance) a conduit les écologues à faire un raccourci en disant que la croissance inhérente à l'espèce (ex : croissance moyenne, croissance maximale ou croissance potentielle) pouvait servir à estimer le niveau de tolérance à l'ombre des espèces. De plus, l'évaluation de la croissance inhérente d'une espèce (p.

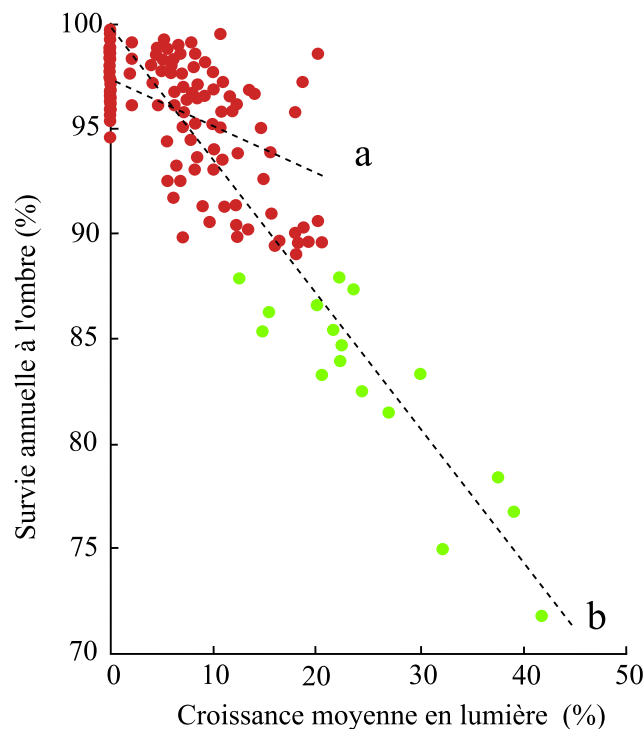


Figure 1.4 : Compromis entre croissance en lumière et mortalité à l'ombre de jeunes arbres. La croissance est l'accroissement diamétrique en pourcentage du diamètre initial de jeunes arbres dont le diamètre est compris entre 1 et 4 cm. En rouge sont représentées les espèces qui pourraient être qualifiées de tolérantes à l'ombre et en vert les espèces moins tolérantes à l'ombre. Toutes les espèces ne sont pas parfaitement alignées, le compromis est qualifié d'imparfait. Les lignes en pointillés (a et b) montrent que le compromis est moins fort quand les espèces les moins tolérantes à l'ombre sont exclues (vert). Modifié d'après Hubbell (2001).

¹⁴ Cette conception des espèces pionnières vs. tolérantes à l'ombre renvoie à deux autres théories : la théorie des stratégies r K de MacArthur et Wilson (1967) qui se réfère à des stratégies de reproduction vs. survie ; la théorie des successions (Clément 1916) qui se réfère à des stratégies de début de succession vs. climax ou fin de succession.

e. croissance moyenne ou maximale) s'avère bien plus facile que celle de sa croissance et sa mortalité dans des conditions d'éclairement bien particulières. Ces constats soulèvent plusieurs questions :

- Pourquoi le compromis croissance en lumière vs. mortalité à l'ombre n'est-il pas systématiquement observé ?
- Est-ce que la croissance inhérente à l'espèce traduit vraiment sa tolérance à l'ombre ou s'agit-il d'une généralisation abusive sur la base de quelques cas particuliers ?
- Au-delà des cas particuliers (pionnières à forte croissance et tolérantes à l'ombre à faible croissance), y a-t-il une différenciation des espèces à croissance intermédiaire en termes de tolérance à l'ombre ?

Les éventuels compromis démographiques (ou plus généralement de performance) font que la performance relative des espèces peut changer le long des axes de niche. Par exemple, une espèce performante (relativement aux autres) quand la compétition est forte, ne le sera pas forcément quand la compétition est faible. On parle dans ce cas d'inversement de rang de performance des espèces (Figure 1.5). Ainsi, Sánchez-Gomez *et al.* (2008) ont par exemple mis en évidence une inversion du classement des espèces d'arbres en termes de croissance en fonction du niveau de compétition.

La diversité des compromis et des axes de différenciation entre espèces soulignent d'une part l'existence d'une forte diversité des stratégies écologiques¹⁵ et d'autre part, le fait que les niches et la coexistence des espèces semblent multidimensionnelles (Clark *et al.* 2010). Des modèles théoriques ont montré que si les espèces sont correctement placées le long de ces compromis (c.-à-d. compromis parfait illustré en Figure 1.4), un nombre potentiellement très grand d'espèces

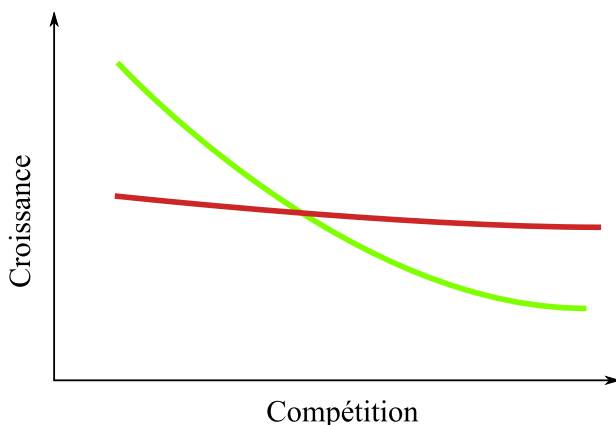


Figure 1.5 : Évolution de la croissance de deux espèces en fonction du niveau de compétition. Les deux espèces ont la même croissance moyenne mais pas la même sensibilité à la compétition (l'espèce rouge a une variabilité intraspécifique en réponse à la compétition beaucoup plus faible que l'espèce verte). Cela conduit à un inversement du rang de performance des deux espèces le long du gradient de compétition.

¹⁵MacArthur and Levins (1967) ont formalisé la théorie de la limitation des similarités (limiting similarity en anglais) expliquant les fondements du processus de différenciation des stratégies écologiques.

peuvent coexister (Tilman 2004), d'autant plus que des compromis existent dans plusieurs dimensions (MacArthur and Levins 1967). Néanmoins, plusieurs critiques ont été apportées au modèle de niche. D'une part, les variations intraspécifiques (de conditions de vie, de traits et de performance à l'échelle individuelle) font que les niches (définies par un nombre limité d'axes) de certaines espèces se superposent parfois très largement (illustration en Figure 1.3), ce qui laisse penser que les espèces sont démographiquement équivalentes (cf. théorie neutre de Hubbell 2001). D'autre part, quand des compromis sont observés, ils sont imparfaits (Figure 1.4 et Figure 1.6) (Pacala *et al.* 1996, Hubbell 2001), ce qui conduit à l'exclusion rapide de certaines espèces dans des modèles théoriques ou simulations (Clark *et al.* 2007, Courbaud *et al.* 2012).

En réalité, ces deux constats ne contredisent pas foncièrement la théorie des niches mais soulignent vraisemblablement le fait que des variations non expliquées entre individus ou entre espèces (si on agrège les individus observés) ne peuvent être représentées par un nombre limité d'axes de niches. La théorie des niches de Hutchinson (1957) ne limite d'ailleurs en aucun cas le

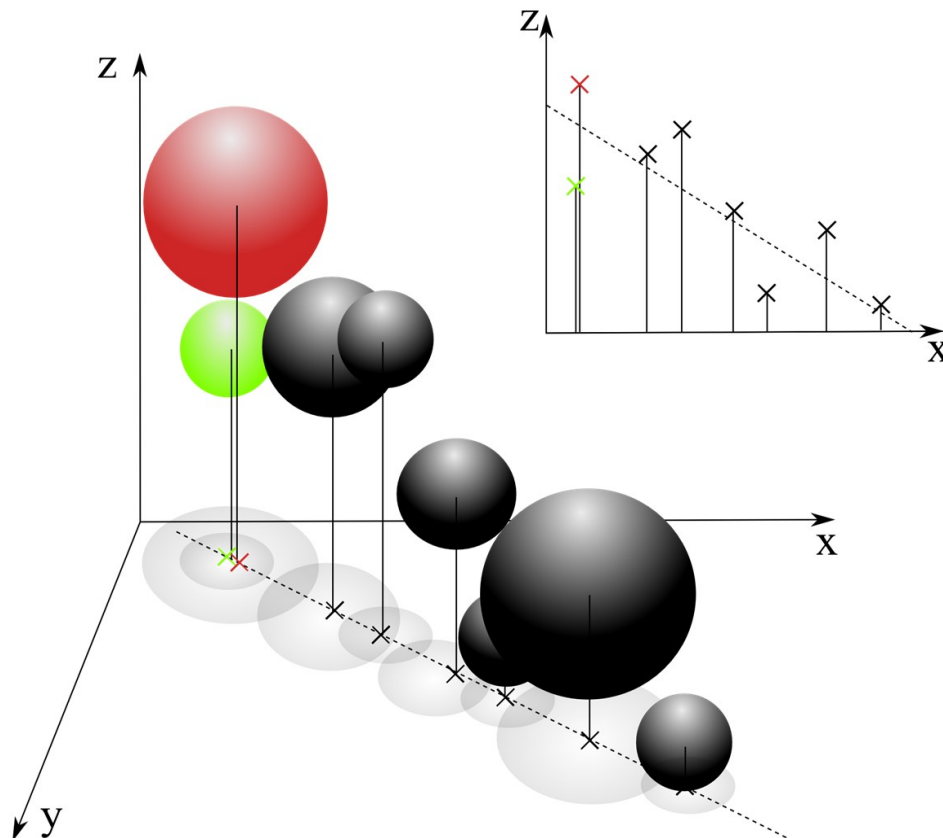


Figure 1.6 : Représentation de la niche de 8 espèces (sphères) en fonction de trois dimensions écologiques (x , y et z). Les espèces en couleur occupent la même niche moyenne suivant les dimensions x et y (l'espèce verte est d'ailleurs plus spécialisée car sa largeur de niche est moins grande) mais pas si on considère une dimension supplémentaire de la niche (z). Dans le plan xy , toutes les espèces sont parfaitement alignées alors qu'elles ne le sont pas dans le plan xz . Ces deux situations illustrent respectivement des compromis parfaits et imparfaits.

nombre de dimensions suivant lesquelles les espèces peuvent différer. De plus, cette théorie a par la suite été rapidement enrichie, notamment par Van Valen (1965) et MacArthur et Levins (1967), qui ont clairement mis en avant l'importance des variations individuelles dans la définition de la niche d'une espèce. Depuis, les variations intraspécifiques ont pourtant été laissées de côté dans la plupart des études mais ont récemment connu un regain d'intérêt (Bolnick *et al.* 2011, Violle *et al.* 2012). En ce qui concerne les forêts, Clark *et al.* (2010) ont notamment montré que, d'une part, les variations individuelles de croissance non expliquées par les axes classiques de différenciation des espèces (c.-à-d. principalement la réponse à la lumière et plus généralement à la compétition) sont quantitativement plus importantes que les différences moyennes entre espèces. D'autre part ils ont montré que prendre en compte dans les modèles ces différences non expliquées permet de simuler des situations où il n'y a pas exclusion compétitive (Figure 1.7, Clark *et al.* 2007).

De manière générale, Agrawal *et al.* (2007) rappellent que ce champ de recherche concernant les mécanismes de coexistence des espèces a permis de développer un grand nombre de théories mais qu'il y a actuellement plus de théories que de résultats expérimentaux pour les appuyer. Il est donc important de confronter ces théories à des situations observées, notamment grâce à l'utilisation de modèles reflétant les processus observés.

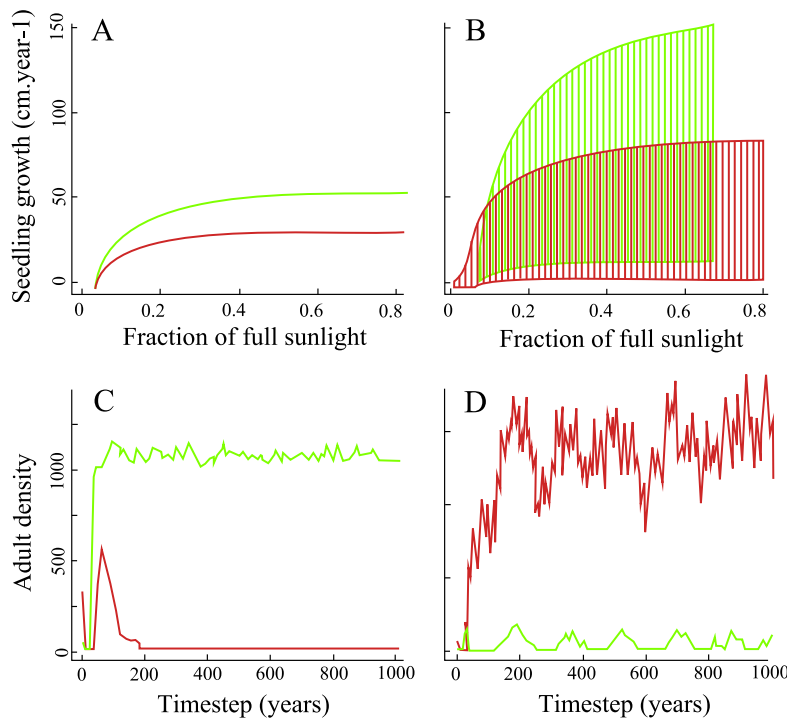


Figure 1.7 : Croissance de deux espèces (*Acer rubrum* en rouge et *Liriodendron tulipifera* en vert) de jeunes arbres en fonction de la fraction de lumière incidente quand la réponse moyenne est prise en compte (A) ou quand la variabilité inter-individuelle non expliquée est prise en compte (B). Les simulations de dynamique aboutissent à l'exclusion de l'érable (C) quand seule la réponse moyenne de la population est considérée alors qu'elles aboutissent à la coexistence de l'érable et du tulipier (D) quand les variations individuelles non expliquées sont aussi prises en compte. Illustration tirée de (Clark *et al.* 2007)

1.3. Modélisation des différents niveaux de variabilité des processus démographiques : une nouvelle piste pour mieux identifier les stratégies des espèces.

Les arbres étant caractérisés par des rythmes de développement lents, la réaction des communautés d'arbres à d'éventuels changements du milieu ou d'éventuelles interventions anthropiques est difficilement observable à l'échelle de temps de l'écologue ou du gestionnaire. Dans ce contexte, les modèles s'avèrent être des outils précieux pour identifier les mécanismes en jeu et comprendre la dynamique sur le long terme dans une optique d'aide à la décision (Boscolo and Buongiorno 1997, Clark *et al.* 2001). Les modèles permettent notamment de mettre en évidence des motifs de variations démographiques entre espèces ou individus, permettant ainsi d'identifier les stratégies écologiques des espèces ou d'apporter des éléments pour comprendre la manière dont les espèces coexistent ainsi que les implications que cela peut avoir en termes de dynamiques des FTH.

Un modèle est une représentation simplifiée de la réalité. Il peut s'agir d'un modèle mathématique ou statistique (une moyenne est par exemple un modèle statistique très simple), mais aussi d'un simple schéma conceptuel. Les modèles sont développés de manière contingente aux questions de recherche. Ainsi, toutes les approches de modélisation ne permettent pas d'apporter le même type de réponse. Les *modèles de peuplement* décrivant l'évolution de variables telles que la surface terrière ou le diamètre moyen à l'échelle de la parcelle ont par exemple principalement été utilisés pour prédire la productivité des forêts. La résolution spatiale de ces modèles est faible mais ils restent très utiles pour les gestionnaires dont l'unité de gestion est bien la parcelle. Les *modèles de trouées* ('gap models') ont quant à eux plutôt été utilisés par les écologues pour tester des hypothèses écologiques relatives aux stratégies, notamment au "tempérament" des espèces¹⁶, et à la théorie des successions végétales (Clément 1916). Ces modèles ont une résolution spatiale plus forte et décrivent le peuplement forestier par petites surfaces. Enfin, on peut citer des modèles à la résolution encore plus fine où chaque arbre est représenté dans l'espace. On parle de *modèles individus-centrés et spatialement explicites*. Ils permettent surtout d'explorer des hypothèses écologiques concernant les interactions entre individus et de mieux comprendre les relations entre différents niveaux de variabilité (de l'individu à la population jusqu'à la communauté par exemple). Ces différents types de modèles peuvent être utilisés pour répondre à des questions écologiques mais aussi pratiques notamment pour évaluer des scénarios de gestion en simulant la récolte de bois et la dynamique de la forêt qui en résulte (Gourlet-Fleury 1997, Gourlet-Fleury *et al.* 2005).

¹⁶ Terme généralement utilisé pour décrire l'affinité d'une espèce vis à vis des conditions lumineuses.

Les modèles individus-centrés spatialement explicites apparaissent comme un des outils les plus adaptés pour décrire la dynamique de systèmes plurispécifiques comme les FTH (Gourlet-Fleury 1997), surtout quand les questions scientifiques concernent la place de l'individu (c.-à-d. le rôle de la variabilité intraspécifique) dans la communauté.

1.3.1. *Importance de modéliser la variabilité des processus démographiques*

La croissance, la mortalité et le recrutement sont les trois processus de la dynamique d'une forêt. Ces processus peuvent varier notamment entre espèces (valeur moyenne), entre individus (en fonction d'hétérogénéité environnementale mesurée ou d'hétérogénéités environnementale et génétique latentes, c.-à-d. non observées) et dans le temps.

D'un point de vue écologique, identifier les différences entre espèces permet de discuter les théories de coexistence. En ce qui concerne par exemple la croissance des arbres, il est dans un premier temps intéressant de constater d'éventuelles différences moyennes de ces taux entre espèces. Elles traduisent des différences en termes de capacité d'acquisition des ressources, notamment du carbone atmosphérique. Cet aspect quantitatif est d'ailleurs central pour mieux comprendre le rôle de source ou puits de carbone de la forêt. Ce seul aspect quantitatif moyen à l'échelle de l'espèce peut cependant masquer certains aspects qualitatifs des processus. La Figure 1.5 illustre par exemple le fait qu'une croissance moyenne identique entre deux espèces peut être le résultat de comportements très différents de ces espèces, traduisant des différences nettes de stratégies écologiques et un compromis démographique. Le fait d'agréger les comportements individuels à l'échelle de l'espèce peut donc masquer des patrons de variations importants. Il s'agit là d'une des principales critiques actuellement faite aux approches classiques (Clark *et al.* 2010, Violle *et al.* 2012). Il s'avère en effet que la notion de variabilité interspécifique des processus démographiques n'est pas dissociable de la notion de variabilité intraspécifique car c'est en identifiant les patrons de variation au sein des espèces qu'il est possible de comparer leurs stratégies écologiques. Il a d'ailleurs été montré que les variations intraspécifiques étaient souvent plus importantes que les différences moyennes entre espèces en termes de croissance pour les arbres (Clark *et al.* 2010) ou en termes de risque de mortalité chez d'autres organismes (Vaupel *et al.* 1979).

L'identification du lien entre certains facteurs clés du milieu et la variabilité intraspécifique est indispensable pour mettre en évidence d'éventuelles différences de niche ou d'éventuels compromis démographiques¹⁷ permettant d'expliquer en partie la coexistence des espèces. Il est néanmoins probable qu'un grand nombre de facteurs aient de l'influence sur la croissance. Ainsi,

¹⁷ Comme le compromis entre la croissance en lumière et la mortalité à l'ombre qui est utilisé pour caractériser le tempérament d'une espèce.

en FTH, seule une faible part des variations intraspécifiques de ce processus est généralement expliquée par les quelques variables connues du milieu (voisinage, topographie, etc.). Les variations qui ne sont pas expliquées peuvent venir de facteurs génétiques ou du milieu qui ne sont pas mesurés ou pas mesurables (i.e. hétérogénéité latente). Il n'y a alors aucune raison de penser que toutes les espèces répondent de la même manière à ces facteurs latents. Pour mieux représenter l'ampleur de ces différentes sources de variations démographiques au sein des espèces (i.e. l'influence relative des facteurs observés et latents), et entre espèces, il est donc crucial de prendre en compte également la variabilité qui n'est pas expliquée par les facteurs mesurés. Ainsi, la quantification des différences entre individus, stables dans le temps, permet de prendre en compte une grande part de cette variabilité inexpliquée (Clark 2010) et qui est principalement due à des facteurs qui ne changent pas dans le temps ou qui sont pour la plupart extrêmement stables en forêt.

La mortalité est quantifiable par un taux (proportion d'arbres morts sur un pas de temps) qui permet de comparer les espèces. Il est cependant moins intuitif de représenter la variabilité intraspécifique de ce processus. Il n'est en effet pas possible de calculer un taux de mortalité individuel mais différentes méthodes permettent tout de même d'estimer un risque ou une probabilité individuelle de mort. La notion de variabilité intraspécifique du processus de mortalité est fondée sur les variations entre individus et dans le temps de ce risque individuel.

De manière générale, la compréhension du lien entre les facteurs du milieu (comme la compétition) et le risque de mortalité est nécessaire pour caractériser les stratégies écologiques des espèces (tolérance à l'ombre) et prédire leurs éventuelles réponses à des changements du milieu. Comprendre comment le risque de mortalité individuel évolue dans le temps (i.e. avec l'âge ou la taille des individus) est aussi crucial pour étudier la sénescence des arbres, qui reste actuellement un mécanisme méconnu (Salguero-Gómez *et al.* 2013) et même controversé chez les plantes (Peñuelas and Munné-Bosch 2010). Enfin, au même titre que pour la croissance, dans des conditions identiques, il semblerait que tous les arbres n'aient pas le même risque de mortalité en raison de différences génétiques. La population est ici aussi qualifiée d'hétérogène. Cependant, comme la mortalité est un événement rare, qui ne se produit qu'une fois dans la vie de chaque individu et qui apparaît comme relativement aléatoire, il n'y a pas eu à ma connaissance d'étude traitant du rôle de l'hétérogénéité génétique latente des populations d'arbres en FTH sur la mortalité.

Cependant, d'un point de vue de la modélisation, il a été montré (sur des populations animales) que le fait d'ignorer cette hétérogénéité latente peut biaiser les estimations des paramètres de mortalité (Vaupel *et al.* 1979, Sheil and May 1996, Service 2000, Cam *et al.* 2002, Zens and Peart 2003). En effet, au fil du temps, dans le cas de populations hétérogènes (p. e. génétiquement), les arbres ayant la plus forte probabilité de mort ont tendance à disparaître en premier. Les arbres restants ayant un risque de mortalité plus faible, le taux de mortalité observé pour la population diminue. Ainsi, la Figure 1.8 illustre le fait que négliger l'hétérogénéité de la

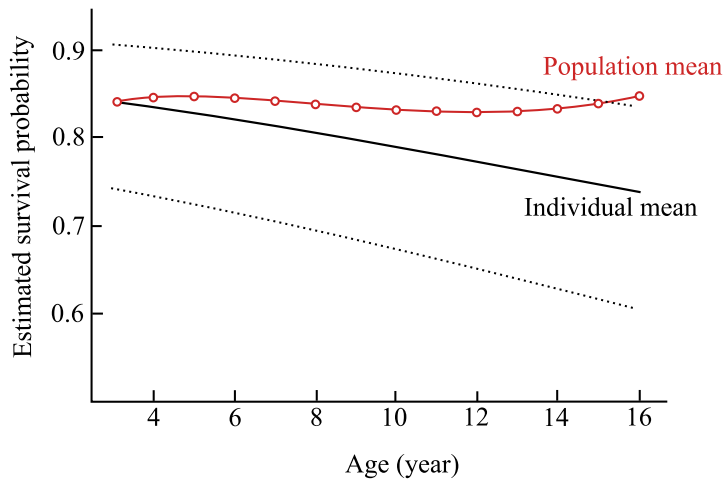


Figure 1.8 : Probabilité de survie annuelle en fonction de l'âge. La courbe rouge représente la survie à l'échelle de la population observée. La courbe noire représente quant à elle l'évolution moyenne de la probabilité de survie individuelle (les lignes en pointillés en représentent l'intervalle de confiance). Illustration tirée de Cam *et al.* (2002).

population peut conduire à l'estimation d'une survie qui ne représente pas la survie à l'échelle individuelle (Cam *et al.* 2002, Zens and Peart 2003). Cela peut même masquer les effets du vieillissement ou de la sénescence (Rose and Mueller 2000). Il est d'ailleurs possible que ce biais ait en partie alimenté le débat sur la sénescence des arbres.

Les mécanismes impliqués dans le recrutement (notamment quantité et qualité des graines) sont eux aussi vraisemblablement soumis à des variations individuelles (Clark 2010). Les conditions du milieu ou la vitesse à laquelle un individu atteint la maturité (en lien avec sa croissance) peuvent expliquer une part de cette variabilité (Zuidema *et al.* 2009). Il serait par ailleurs intéressant de pouvoir quantifier cette variabilité afin de représenter de manière fidèle la dynamique. En prenant en compte les variations individuelles de fécondité, Zuidema *et al.* (2009) ont par exemple montré que les individus à forte croissance avaient une « importance démesurée » sur la dynamique de la population par rapport aux individus à faible croissance. Toutefois, en l'absence de données concernant la fécondité, la dispersion et la survie des arbrisseaux, il est difficile de prendre en compte directement la variabilité individuelle dans le processus de recrutement. Généralement, les seuls niveaux de variations du processus de recrutement qui sont pris en compte sont l'espèce (taux variable entre espèce) et la compétition locale dans la parcelle (Sheil and May 1996, Rüger *et al.* 2009) mais le manque fréquent de données pousse le plus souvent les écologues à faire des hypothèses assez fortes sur la variabilité du recrutement.

1.3.2. Modélisation des différents niveaux de variabilité démographique

De manière générale, Clark *et al.* (2007) rappellent que même si la variabilité n'est pas expliquée, sa structure (entre individus, entre espèces, dans le temps) est tout aussi importante à prendre en compte dans les modèles forestiers car elle traduit la multidimensionnalité des processus et permet de représenter plus fidèlement la variabilité observée. Une structuration correcte de la

variabilité permet une inférence valide, une amélioration de l'efficacité des estimations et une représentation plus réaliste du système au travers de simulations (Fox *et al.* 2001).

Modèles pour données corrélées

Afin de respecter les hypothèses faites dans les modèles linéaires classiques, il est nécessaire de prendre en compte le fait que les mesures de croissance ne sont pas toutes indépendantes les unes des autres¹⁸. En raison du caractère conservatif du processus de croissance, les observations faites sur un même individu sont généralement très autocorrélées. De même, en raison des différences intrinsèques entre espèces, on s'attend à une corrélation des observations pour les individus d'une même espèce (certaines espèces ont plutôt une faible croissance tandis que d'autres en ont une plutôt forte par exemple). Enfin, on s'attend aussi à ce que les observations de croissance une année donnée soient corrélées entre elles (c.-à-d. variations synchrones de croissance, dues aux fluctuations climatiques par exemple). Toutes les observations ne sont donc pas indépendantes. Toutefois, une des hypothèses de base pour utiliser les modèles classiques (p. e. régression linéaire) est l'indépendance des observations. Dans ce contexte, une solution pourrait être d'une part de réaliser un modèle par espèce et d'autre part de ne garder qu'une observation par individu (la croissance moyenne de l'individu par exemple). Néanmoins, en FTH, la majorité des espèces sont rares et on ne dispose que de peu de données pour ces espèces, ce qui rend l'ajustement de modèles difficile ou peu fiable si on ajuste un modèle par espèce. De plus, ne garder qu'une observation par individu réduit considérablement la quantité d'information initialement présente dans les données de suivi des peuplements. Dans ce cas, toutes les fluctuations temporelles seraient gommées, qu'elles soient le résultat d'évolution de facteurs du milieu comme la compétition ou le résultat de fluctuations interannuelles du climat.

Une approche classique, illustrée en Figure 1.9, est de considérer qu'il y a des effets « fixes » (c.-à-d. communs à toutes les espèces, tous les individus, pour toutes les dates) de facteurs environnementaux que l'on connaît et que l'on veut prendre en compte comme variables explicatives. Les déviations de la variable à expliquer par rapport à ces effets fixes sont ensuite considérées comme provenant d'un tirage dans des distributions normales¹⁹ représentant les effets propres à chaque groupe d'observations (espèce, individu au sein de ces espèces en Figure 1.9 ou date). Considérons par exemple un cas simplifié où le seul niveau de groupement est l'espèce (c.-à-d. une seule observation par individu à une seule date). Conceptuellement, les effets aléatoires ne représentent pas seulement les paramètres relatifs aux espèces observées mais la distribution

¹⁸ Les mesures répétées dans le temps et sur les mêmes individus font de la croissance une variable dite longitudinale. Au contraire une variable ou étude transversale, parfois dite cross-sectionnelle, ne serait basée que sur une seule observation par individu.

¹⁹ Distribution normale au moins dans le cas fréquentiste. Dans un cadre bayésien, cette distribution peut prendre une autre forme.

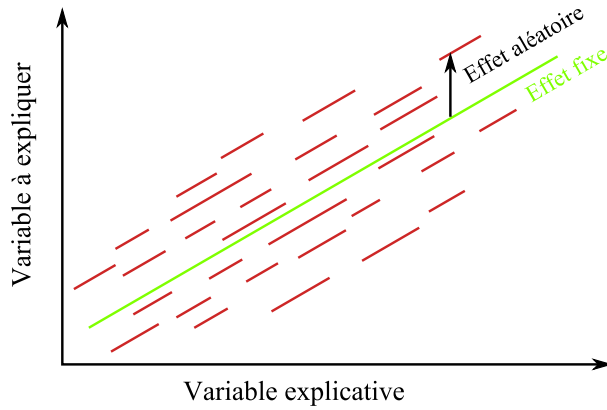


Figure 1.9 : Représentation schématique d'un modèle mixte (avec effet aléatoire sur l'intercept uniquement). La ligne verte représente la réponse moyenne (effet fixe) à la covariable (réponse moyenne d'une espèce par exemple) tandis que les (portions de) trajectoires rouges représentent les réponses individuelles. L'effet aléatoire individuel prend en compte l'écart entre les trajectoires individuelles et la trajectoire moyenne expliquée par la covariable (flèche noire). Les fluctuations additionnelles de la variable à expliquer sont indépendantes conditionnellement à cet effet individuel.

des paramètres de l'ensemble des espèces potentiellement observables. En considérant que les espèces présentes dans le jeu de données représentent un échantillon aléatoire de l'ensemble des espèces présentes de la métacommunauté (c.-à-d. localement autour de la zone d'étude), cette approche permet d'inférer l'effet de n'importe laquelle de ces espèces, pas seulement celles échantillonnées. On se place alors dans le cadre d'un modèle mixte, aussi appelé modèle à effets fixes et aléatoires ou modèle hiérarchique. Le modèle mixte permet de prendre en compte la corrélation des observations au sein de groupes (par exemple les espèces) en spécifiant une structure de variance et covariance des effets aléatoires. Conditionnellement à cet effet aléatoire, les observations sont ensuite considérées comme indépendantes les unes des autres, ce qui permet de se ramener aux principes classiques de la régression linéaire (Zuur *et al.* 2009). Une formulation du modèle linéaire mixte est la suivante :

$$\begin{cases} \mathbf{y}_i = \mathbf{X}_i^T * \mathbf{b} + \mathbf{Z}_i^T * \boldsymbol{\beta}_i + \boldsymbol{\varepsilon}_i, \\ \boldsymbol{\beta}_i \sim N(0, \mathbf{D}), \\ \boldsymbol{\varepsilon}_i \sim N(0, \sigma^2 \mathbf{I}_{n_i}), \end{cases} \quad \text{Équation 1}$$

où \mathbf{y}_i est le vecteur contenant les observations de la variable à expliquer. Les matrices \mathbf{X}_i et \mathbf{Z}_i sont les matrices d'incidence contenant les covariables correspondant respectivement aux paramètres d'effets fixes (vecteur \mathbf{b}) et d'effets aléatoires (vecteur $\boldsymbol{\beta}_i$). Le vecteur $\boldsymbol{\varepsilon}_i$ contient les résidus (cette variable est d'ailleurs elle aussi considérée comme un effet aléatoire). L'indice i se réfère au niveau de groupement des observations (individu, espèce ou date) pour lequel les observations sont corrélées. Les effets aléatoires $\boldsymbol{\beta}_i$ et $\boldsymbol{\varepsilon}_i$ sont par définition centrés (de moyenne nulle) et respectivement caractérisés par les matrices de variance-covariance \mathbf{D} et $\sigma^2 \mathbf{I}_{n_i}$. Les variances des effets aléatoires occupent la diagonale tandis que les covariances occupent le reste des matrices.

Ainsi, dans le cas classique où les résidus sont supposés indépendants les uns des autres (covariance nulle), la matrice de variance-covariance est une matrice diagonale. En ce qui concerne les autres effets aléatoires, il est possible de spécifier différentes formes de la matrice de variance-covariance qui permettent de représenter différents types de dépendance entre les observations.

La variance non nulle d'un effet individuel traduit par exemple qu'il y a bien une corrélation des observations pour un individu donné. Si les covariances sont non nulles, c'est que certains groupes d'individus présentent des variations similaires. Il peut notamment s'agir de covariations liées à leur position dans l'espace. En effet, certaines variables environnementales qui ne seraient pas prises en compte dans les effets fixes du modèle peuvent entraîner une corrélation spatiale des effets individuels. La flexibilité du modèle mixte permet en théorie de prendre en compte cette structure spatiale en spécifiant une structure de variance-covariance adaptée de l'effet aléatoire. Cela permet d'une part d'identifier la nature de la corrélation spatiale (en testant quelle structure de variance-covariance décrit le mieux les données) et d'autre part d'éviter un biais dans l'estimation des paramètres (Zuur *et al.* 2009).

Un autre gros avantage du modèle mixte est qu'en cas de déséquilibre du jeu de données, entre espèces par exemple (si on se replace dans le cas simplifié précédant avec des espèces rares et abondantes), la valeur estimée de l'effet aléatoire pour une espèce avec peu d'observations (c.-à-d. une espèce rare) provient d'une distribution normale dont la variance dépend fortement des valeurs estimées pour les espèces avec beaucoup d'observations (c.-à-d. les espèces abondantes). Cette approche permet ainsi d'éviter d'estimer des paramètres spécifiques qui seraient trop influencés par une observation qui serait, de manière fortuite, grande ou petite (erreur de mesure ou individu particulier...) pour les espèces rares. Une contrepartie est que ce type d'approche fait nécessairement apparaître les espèces plus similaires qu'elles ne le sont (Condit 2006).

Les modèles linéaires mixtes ont gagné en popularité durant ces dernières années et ont notamment été fréquemment utilisés pour modéliser la croissance des arbres afin de prendre en compte la non-indépendance des observations. Néanmoins, mis à part les travaux de Fox *et al.* (2001) ou de Clark *et al.* (2007, 2010, 2011), ils ont rarement été utilisés pour discuter la manière dont la variabilité est structurée et comment cette structure de variabilité est susceptible de varier entre espèces. Le potentiel de ce type d'approche a donc été largement sous-exploité et il semble prometteur d'interpréter plus en détails la structure de différents niveaux hiérarchiques (c.-à-d. emboîtés, comme le niveau individu dans le niveau espèce) ou au contraire de niveaux croisés (c.-à-d. non emboîtés, comme le niveau espèce et le niveau date) de variabilité pour mieux comprendre l'importance relative de ces effets sur la dynamique des FTH (Fox *et al.* 2001, Clark *et al.* 2011).

Modèles d'évènement

Contrairement à la croissance d'un arbre qui est un processus continu, le recrutement et la mortalité sont des événements discrets (ponctuels). Il n'est donc pas possible d'utiliser les techniques classiques de régression linéaire pour les modéliser. Les modèles linéaires ont néanmoins été généralisés pour modéliser ce type de processus. Ainsi, le recrutement peut, par exemple, être modélisé par un modèle linéaire généralisé (GLM) correspondant à un processus de comptage (distribution de Poisson). En Guyane, Gourlet-Fleury (1997) a par exemple modélisé le recrutement sur la base du comptage du nombre d'individus recrutés dans des quadrats de $10\text{m} \times 10\text{m}$ en fonction de la surface terrière au sein de ces quadrats. Cette approche peut néanmoins fortement bruite l'ajustement du modèle car le recrutement d'un arbre en bordure de quadrat peut être plus influencé par la composition du quadrat voisin que par le sien (d'autant plus que l'hétérogénéité spatiale est forte, comme en FTH, Pélissier 1995). Ce constat souligne donc la nécessité d'étudier le recrutement de manière alternative.

Les régressions logistiques (c.-à-d. GLM avec distribution binomiale) ont aussi été fréquemment utilisées pour modéliser la mortalité des arbres en évaluant la proportion d'arbres vivants et morts en fonction des espèces et caractéristiques individuelles (taille de l'arbre, compétition locale, etc.). Néanmoins, dans le cas de suivis de populations ou communautés sur de longues périodes, cette méthode n'est pas adaptée pour prendre en compte toute l'information disponible (p. e. le fait qu'un individu soit mort en début ou en fin de période d'observation). L'évaluation d'un taux de mortalité annuel de manière classique (c.-à-d. agréger toutes les observations annuelles comme si elles étaient indépendantes) avec cette méthode n'est pas rigoureuse car il existe un lien fort entre le fait qu'un individu vivant au temps t le soit aussi au temps $t-1$ (de même un arbre mort au temps t l'est aussi au temps $t+1$). Dans le contexte d'observations corrélées, on pourrait penser qu'utiliser un modèle (linéaire généralisé) mixte avec un effet aléatoire individuel pourrait résoudre le problème mais cela soulève des problèmes d'identifiabilité ou de confusion entre d'éventuels facteurs individuels de fragilité mesurés (p. e. la compétition locale) ou latents (p. e. hétérogénéité génétique) et la nature probabiliste de l'évènement. On considère en effet la mortalité comme un processus stochastique dont on estime la probabilité mais un évènement qui se réalise n'a pas forcément une probabilité élevée de se réaliser (Clark *et al.* 2007).

La régression logistique modélise une variable aléatoire binomiale (c.-à-d. l'occurrence des modalités *mort* et *vivant*). Une approche alternative dans le cas de suivis réguliers et longs d'individus est de s'intéresser à une autre variable aléatoire qui est le temps de survie des individus (Figure 1.10). Une particularité de cette approche est qu'elle permet de gérer les données dites censurées, correspondant au fait que l'évènement n'est pas observé pour tous les individus mais que l'on sait qu'il aura lieu après la dernière date d'observation pour les individus toujours vivants en fin de période d'observation (illustré en Figure 1.10).

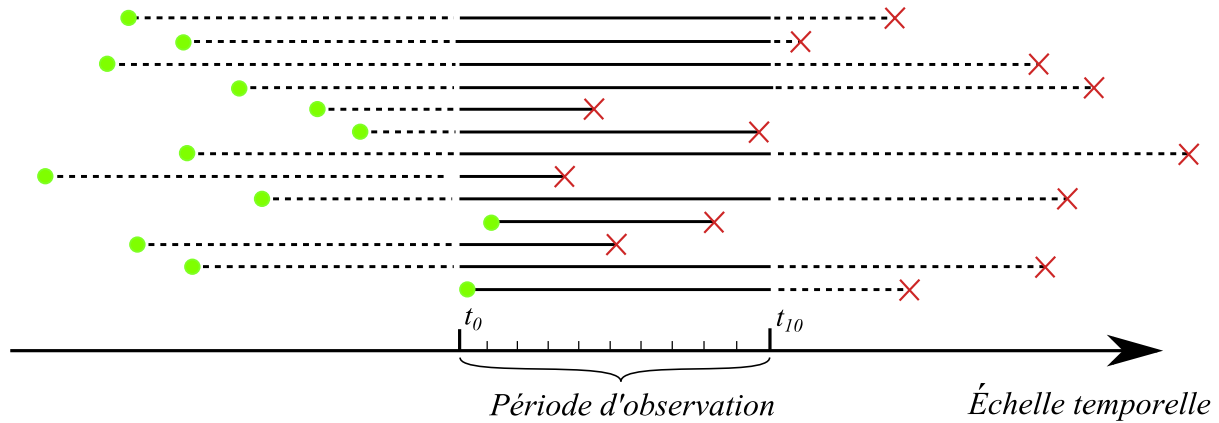


Figure 1.10 : Représentation schématisée des données de survie. Chaque trajectoire correspond à une trajectoire individuelle initiée par le recrutement de l'individu (point vert) et terminée par sa mort (croix rouge). Les pointillés correspondent aux parties de la trajectoire qui ne sont pas observées (on sait néanmoins que l'arbre a nécessairement été recruté avant la première observation à t_0 (s'il n'est pas recruté durant la période d'observation) et qu'il va nécessairement mourir après la dernière observation s'il est toujours vivant à t_{10}). L'échelle de temps peut correspondre au temps lui-même (c.-à-d. la date), à l'âge des individus, ou à sa taille.

Cette approche est intéressante car elle permet notamment de prendre en compte le fait qu'un individu soit mort après 1 an ou après 20 ans d'observation (ce qui, intuitivement, n'a pas la même signification en termes de risque de mortalité). Différentes méthodes ont été proposées pour modéliser le temps de survenue d'un événement et sont rassemblées sous le terme général d'analyse de survie²⁰.

Un concept central à l'analyse de survie est la fonction de survie (notée S) qui permet de décrire la distribution de la variable aléatoire (notée T^*) représentant le temps de survie des individus dans l'étude. Cette fonction traduit la probabilité que l'événement étudié, en l'occurrence, la mortalité, se produise après l'instant t , ce qui correspond à la probabilité de survie jusqu'à t . dans le cas où T^* est une variable continue la fonction de survie prend la forme suivante :

$$S(t) = Pr(T^* > t) = \int_t^{\infty} p(s)ds \quad \text{Équation 2}$$

²⁰ Le terme provient du domaine médical où modéliser la survie de patients a motivé le développement de ces méthodes (Berkson and Gage 1950).

où $p(\cdot)$ est la fonction de densité de probabilité. La fonction de survie ne peut pas être croissante et prend toujours la valeur 1 à $t = 0$. Une autre fonction importante en analyse de survie est la fonction de risque instantané (*Hazard function* en anglais) qui décrit le risque d'occurrence de la mortalité au court de l'intervalle de temps $[t, t + dt[$ sachant que l'individu a survécu jusqu'à t . Cette fonction s'interprète comme la probabilité instantanée pour un individu de mourir et s'écrit de la manière suivante :

$$h(t) = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{Pr(t \leq T^* < t+dt | T^* \geq t)}{dt}, \quad t > 0 \quad \text{Équation 3}$$

La fonction de survie s'écrit alors :

$$S(t) = \exp\{-H(t)\} = \exp\left\{-\int_0^t h(s)ds\right\} \quad \text{Équation 4}$$

La fonction $H(t)$ est la fonction de risque cumulé jusqu'au temps t . On peut l'interpréter comme le nombre de morts attendus jusqu'au temps t .

Il apparaît dans ces équations que le temps est une notion centrale de ce type d'analyse. Comme Allisson (1995) ou Woodall *et al.* (2005) le soulignent, toute variable mesurant l'évolution d'un individu dans le temps peut être utilisée comme échelle temporelle en analyse de survie. En ce qui concerne des études faites sur des cohortes humaines, Thiébaut and Bénichou (2004) ont d'ailleurs montré qu'utiliser l'âge des patients comme échelle de temps permettait de mieux identifier les facteurs de risque en réduisant des biais sur l'estimation des paramètres du modèle de survie. Néanmoins, l'âge des arbres n'est généralement pas connu (voir section 1.2.1). Une alternative, abordée à ma connaissance dans une seule étude par Woodall *et al.* (2005), serait d'utiliser la taille des arbres (notamment le *dbh*) comme échelle temporelle. Il s'agit d'une piste intéressante d'amélioration des modèles de mortalité actuels car, comme le montre Kirkpatrick (1984) ou le rappelle Caswell (2001), la taille des individus d'une espèce dont la croissance est indéterminée est un meilleur indicateur de la démographie de la population que l'âge des individus. Ce type de considérations est difficilement applicable au modèle logistique, faisant de l'analyse de survie une technique offrant plus de possibilités.

Enfin, un autre avantage de l'analyse de survie est de modéliser explicitement le risque de mortalité individuel, ce qui permet d'éviter les problèmes de biais relatifs à l'hétérogénéité de la population ou communauté soulevés en section 1.3.1 et Figure 1.8 (Service 2000, Zens and Peart 2003). De plus, le modèle logistique (modèle linéaire généralisé à la distribution binomiale) classique ne permet pas directement de prendre en compte l'évolution dans le temps de facteurs

expliquant la mortalité (p. e. la compétition) alors qu'il est possible de le faire directement avec les techniques d'analyse de survie (Antón Fernández 2008). Malgré tout, l'analyse de survie n'a été que très peu utilisée en écologie forestière, vraisemblablement parce que l'interprétation des paramètres d'un modèle logistique paraît plus directe (Rose *et al.* 2006) et parce qu'il s'agit d'un des premiers modèles enseignés en écologie ou en statistique.

De nombreux modèles ont été proposés pour l'analyse de survie. Une approche fréquemment utilisée est le modèle semi-paramétrique à risque proportionnel de Cox (1972). Ce modèle propose une interprétation intuitive des paramètres et son caractère semi-paramétrique en fait un outil flexible et performant. Il s'agit d'ailleurs d'un modèle qui a déjà été utilisé dans quelques études forestières utilisant l'analyse de survie (Elegbede 2011). Dans le modèle de Cox, la fonction de risque instantané $h(t)$ s'écrit comme le produit d'une fonction qui ne dépend que du temps et d'une fonction qui n'en dépend pas :

$$h(t, \mathbf{X}) = h_0(t) \exp(\mathbf{b}^T * \mathbf{X}) \quad \text{Équation 5}$$

Ce modèle est dit semi-paramétrique car la fonction de risque de base $h_0(t)$ n'est pas spécifiée durant l'estimation des paramètres du vecteur \mathbf{b} (associés aux covariables contenues dans le vecteur \mathbf{X}). En effet, durant le processus d'estimation, c'est un taux dans lequel la fonction de risque instantané de base n'apparaît plus qui est évalué :

$$\frac{h(t, \mathbf{X}_1)}{h(t, \mathbf{X}_2)} = \frac{h_0(t) \exp(\mathbf{b}^T * \mathbf{X}_1)}{h_0(t) \exp(\mathbf{b}^T * \mathbf{X}_2)} = \frac{\exp(\mathbf{b}^T * \mathbf{X}_1)}{\exp(\mathbf{b}^T * \mathbf{X}_2)} \quad \text{Équation 6}$$

Pour des raisons pratiques de prédiction, il est possible d'estimer *a posteriori* le risque instantané de base (la méthode de Breslow, 1972 est certainement la plus populaire).

Dans le cas où on s'attendrait à ce que les survies de certains individus soient corrélées (à cause de liens de parenté par exemple), il est possible d'utiliser une version du modèle de Cox avec effets aléatoires. On appelle ces modèles, des modèles de fragilité (*frailty models* en anglais). Les principes décrits dans la section précédente s'appliquent alors dans ce cas. Un modèle de Cox avec effets aléatoires espèces semble par exemple intéressant pour décrire la variabilité du processus de mortalité entre les espèces d'arbres et prendre en compte des facteurs explicatifs pour en évaluer la variabilité intraspécifique.

Modèles conjoints

Le fort lien entre la croissance et la mortalité des arbres a fait que la croissance a fréquemment été utilisée comme un prédicteur de la mortalité. Le plus souvent, la croissance observée avant la mort a été utilisée comme variable explicative dans les modèles de mortalité. Néanmoins, il est probable que cela ait entraîné des biais dans l'estimation des paramètres (Prentice 1982) en raison d'erreurs de mesures (Figure 1.11). En effet, il est fortement probable que la mort de certains arbres n'ait été remarquée qu'un ou deux ans après la mort effective de ces arbres car la visibilité des houppiers est parfois limitée et le temps d'observation de chaque arbre sur le terrain est court. Un arbre mort depuis un ou deux ans présentant forcément une croissance nulle (voire même négative en cas de contraction des tissus), il introduirait un biais dans les modèles. Une approche en deux étapes de modélisation peut permettre de réduire ce biais. Il s'agit dans un premier temps de modéliser la croissance (illustré en Figure 1.11) et d'utiliser les prédictions de croissance comme variable explicative de la mortalité (méthode proposée par Tsiatis *et al.* 1995).

Cependant, la croissance est une covariable endogène par rapport à la mortalité (voir section 1.2.1) et nécessite en théorie un traitement spécial par rapport à une variable exogène en tant que variable explicative dans un modèle de survie ou plus spécifiquement dans un modèle de Cox (Kalbfleisch and Prentice 2002, Rizopoulos 2012). Formellement, une variable endogène est définie comme n'étant pas exogène. Afin d'introduire ces deux types de variables, considérons $x_i(t)$ comme le vecteur de covariables au temps t pour l'individu i , et $X_i(t) = \{x_i(s), 0 \leq s < t\}$ comme l'histoire de la covariable jusqu'au temps t . D'après Kalbfleisch et Prentice (2002), une variable exogène X_i remplit la condition suivante :

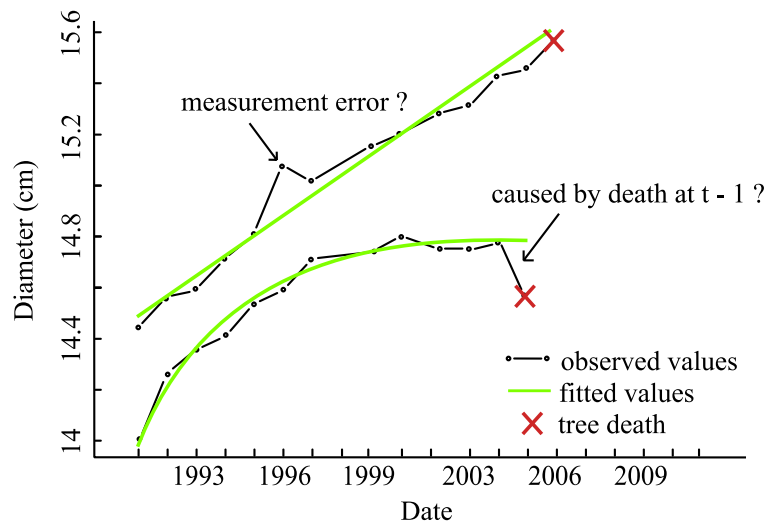


Figure 1.11 : Exemples de trajectoires de croissance illustrant de potentielles erreurs de mesure et sources de biais concernant la croissance et la mort de deux arbres.

$$Pr\{s \leq T_i^* < s + ds | T_i^* \geq s, X_i(s)\} = Pr\{s \leq T_i^* < s + ds | T_i^* \geq s, X_i(t)\} \quad \text{Équation 7}$$

pour tout s tel que $0 < s \leq t$ et $ds \rightarrow 0$. Une définition équivalente est :

$$Pr\{X_i(t) | X_i(s), T_i^* \geq s\} = Pr\{X_i(t) | X_i(s), T_i^* = s\}, s \leq t, \quad \text{Équation 8}$$

qui formalise l'idée que $y_i(\cdot)$ est associée avec le taux de mortalité au cours du temps mais que son évolution future jusqu'à n'importe quel $t > s$ n'est pas affectée par l'occurrence ou non de l'évènement de mortalité au temps s . Pour les covariables exogènes, il est donc possible de définir directement la fonction de survie sachant l'évolution dans le temps de la covariable :

$$S_i(t | X_i(t)) = Pr(T_i^* > t | X_i(t)) = e^{-\int_0^t h_i(s | X_i(s)) ds} \quad \text{Équation 9}$$

Une covariable endogène ne satisfait pas les équations 7 et 8. Plusieurs éléments compliquent alors l'analyse statistique de ces covariables. Le principal, concerne notamment le fait que ces covariables nécessitent la survie de l'individu pour exister. Ainsi, la mort de l'individu fournit une information directe sur l'évolution de la covariable endogène. Plus spécifiquement, si $x_i(t - ds)$, avec $ds \rightarrow 0$, existe, la fonction de survie remplit la condition suivante :

$$S_i(t | X_i(t)) = Pr(T_i^* > t | X_i(t)) = 1 \quad \text{Équation 10}$$

De même, la mort de l'individu au temps s correspond à la non-existence de la covariable à $t \geq s$, ce qui viole la condition définissant une covariable exogène en équation 8. De plus, une conséquence directe de l'équation 10 est que contrairement aux covariables exogènes, la fonction de survie définie par

$$h_i(t | X_i(t)) = \frac{\lim_{dt \rightarrow 0} Pr\{t \leq T_i^* < t + dt | T_i^* \geq t, X_i(t)\}}{dt}$$

n'est plus directement reliée à une fonction de survie. C'est-à-dire que les fonctions

$$S_i(t|\mathbf{X}_i(t)) = \exp \left\{ - \int_0^t h_i(s|\mathbf{X}_i(s)) ds \right\} \quad \text{et} \quad p(t|\mathbf{X}_i(t)) = \frac{h_i(t|\mathbf{X}_i(t))}{S_i(t|\mathbf{X}_i(t))}$$

n'ont plus l'interprétation usuelle d'une fonction de survie ou d'une fonction de densité, ce qui rend l'écriture classique de la vraisemblance inappropriée (Rizopoulos 2012).

Cependant, quand l'objectif d'une étude est d'étudier le lien entre un temps de survie et une variable longitudinale qui lui est endogène, une approche alternative de modélisation a été proposée par Faucett and Thomas (1996), connue sous le nom de modélisation conjointe de données longitudinales et de temps de survenue d'évènements. L'idée est de coupler le modèle de survie avec un modèle pour les mesures répétées de la covariable endogène qui prenne en compte son caractère particulier.

Dans le cadre du modèle conjoint, une vraisemblance commune aux deux processus est écrite de telle manière à ce que la variable longitudinale (en l'occurrence, la croissance) et le temps de survenue de l'évènement (en l'occurrence, la mortalité) apparaissent indépendantes conditionnellement à l'effet aléatoire individuel partagé. Le contexte des études de croissance et de mortalité des arbres est un domaine naturel d'application de modélisation de paramètres partagés ou la caractéristique latente de chaque arbre a un impact sur la mortalité et la croissance. De plus, il a été montré que ce schéma permettait de prendre en compte aussi bien des variables endogènes qu'exogènes qui varient dans le temps et ainsi de mieux comprendre le lien sous-jacent entre les deux processus. Rizopoulos (2012) en propose par exemple des illustrations et rappelle que dans le modèle conjoint, c'est la trajectoire sous-jacente de la variable longitudinale qui permet d'expliquer la survie; schéma qui semble tout à fait correspondre à des hypothèses écologiques. Il est par exemple facile de concevoir que deux arbres ayant la même croissance à un temps t mais pas du tout la même trajectoire puissent avoir des risques de mortalité différents. Cette question n'a finalement été que peu testée en écologie, vraisemblablement à cause des limitations techniques propres aux approches classiques.

1.3.3. Simulation de la dynamique forestière

La simulation de la dynamique d'une forêt à partir de modèles démographiques permet de faire des prédictions de son évolution à une échelle plus large que l'échelle individuelle et que l'échelle de temps utilisée pour ajuster les modèles démographiques. Des simulations permettent notamment de prédire sur le long terme des grandeurs qui intéressent les gestionnaires, comme la surface terrière ou le volume de bois produit par exemple (voir Gourlet-Fleury *et al.*, 2005). Il s'agit aussi d'un outil précieux pour les écologues, permettant d'étudier les propriétés émergentes de systèmes complexes par l'intégration de différents niveaux de variabilité (individuel,

spécifique, temporel). Des hypothèses sur le fonctionnement du système peuvent être faites à partir des modèles et testées via les simulations, au moins de deux manières (Clark *et al.* 2010) :

- Les simulations permettent de générer des prédictions en utilisant des paramètres fixés *a priori*. Ces paramètres peuvent être comparés avec les paramètres estimés par les modèles sur des données précédemment simulées. Cela permet de vérifier la capacité du modèle choisi à identifier les vrais paramètres sous-jacents aux processus modélisés.
- Inversement, les simulations permettent de générer des prédictions à partir de paramètres estimés. Le jeu de données simulé peut ensuite être comparé aux données qui ont été utilisées pour ajuster les données ou à des données indépendantes.

Les simulations sont donc des outils précieux pour évaluer la qualité des modèles (Clark *et al.* 2010).

Simuler la dynamique d'un peuplement dans un cadre spatialement explicite et individu-centré comme celui qui est développé dans cette thèse, revient à prédire la croissance et la probabilité de mortalité de chaque arbre sur un pas de temps donné. A chaque pas de temps, le recrutement est lui aussi prédit. Clark (2010) rappelle d'ailleurs qu'il est important de simuler les trois processus démographiques simultanément quand de forts liens entre ces processus ont été identifiés dans les modèles. Cette remarque suggère que l'estimation conjointe des modèles démographiques devrait faciliter les simulations.

Sur une carte représentant le dispositif simulé, les arbres apparaissent, grandissent et disparaissent en fonction de facteurs tels que leur taille, la taille et la proximité des voisins, l'espèce, etc. Ces opérations peuvent s'avérer longues si les algorithmes ne sont pas optimisés. Néanmoins, de nombreux travaux ont déjà permis le développement de logiciels de simulation (Gourlet-Fleury 1997, Huth and Ditzer 2000, Choi *et al.* 2001, Bragg *et al.* 2004, Barczi *et al.* 2008, Sato 2009). En particulier, Gourlet-Fleury (1997) a développé le simulateur « SELVA » pour la dynamique de FTH en Guyane dans un contexte similaire à celui de cette thèse, c.-à-d. spatialement explicite et individu-centré.

SELVA est un modèle de simulation implémenté sur la plateforme de modélisation CAPSIS 4.1.5 (Dufour-Kowalski *et al.* 2012) développée en langage JAVA. SELVA permet d'intégrer des sous-modèles décrivant les processus démographiques qui sont facilement modifiables et paramétrables sur n'importe quel jeu de données fournissant les mesures appropriées.

1.4. Uppangala, un site d'étude privilégié

L'Inde, où est localisé le site d'étude de cette thèse, est un pays remarquable à de nombreux égards. Il s'agit d'un territoire à l'histoire et à la culture très riches mais aussi à l'environnement exceptionnel par sa diversité. La région des Ghâts Occidentaux (Figure 1.12) qui constituent une

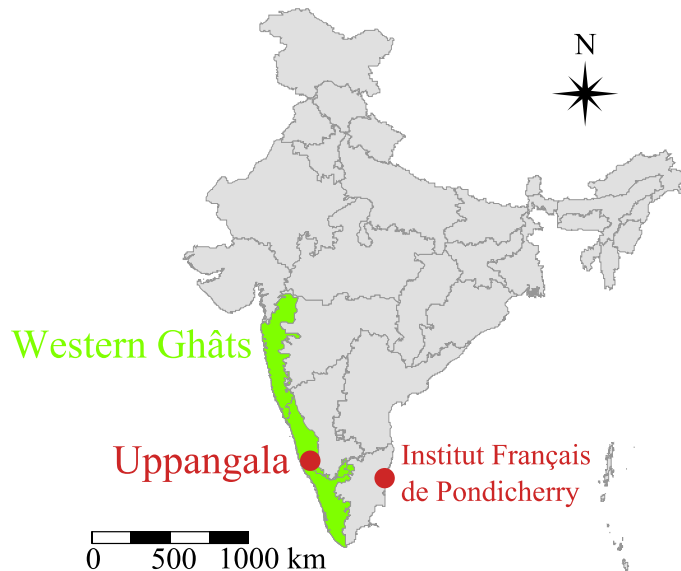


Figure 1.12 : Carte de l'Inde. La région des Ghâts Occidentaux (région qui s'étend sur 1600 km de long et 100 km de large) est en vert et le dispositif d'Uppangala (à la frontière entre les deux états côtiers du sud ouest de l'Inde, le Karnataka et le Kerala) et l'Institut de Pondichéry sur la côte Est sont positionnés en rouge.

bande de relief sur le littoral sud-ouest de l'Inde, est notamment une zone reconnue pour sa forte diversité spécifique et son très fort taux d'endémisme (52 % pour les plantes²¹). Il s'agit d'un des 34 "points chauds" de biodiversité identifiés dans le monde et est même un des 8 plus "chauds" (Myers *et al.* 2000).

Uppangala, le site d'étude, est nommé ainsi d'après le nom du village le plus proche au cœur des Ghâts Occidentaux de l'Inde (12° 32' 15" N, 75° 39' 46 E) (Figure 1.12). Il s'agit d'une zone au climat caractérisé par un régime de mousson (Pascal 1982) dont environ 90 % des pluies sont concentrées en été (Juin – Octobre) (Figure 1.13). Le climat est donc marqué par une alternance forte entre saison sèche et humide. La température mensuelle moyenne (mesurée à la station météorologique la plus proche à Sampaji²²) est d'environ 27° avec un minimum de 25° en juillet et un maximum de 29° en avril (Pascal and Pélissier 1996)

Le site se trouve au sein d'une réserve forestière (Pushpagiri Wildlife Sanctuary)

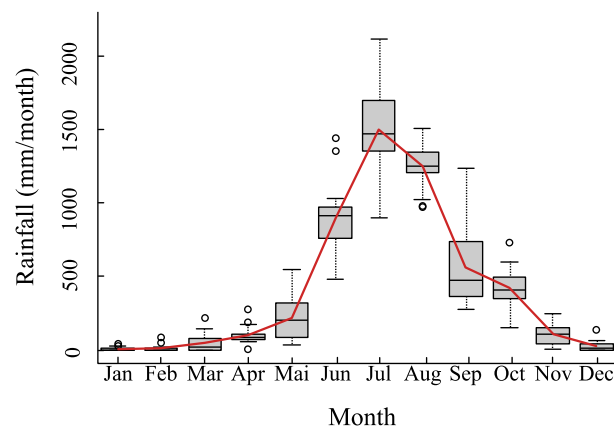


Figure 1.13 : Distribution de la pluviométrie mesure au village d'Uppangala entre 1993 et 2011. La ligne rouge représente la moyenne.

²¹<http://www.cepf.net/resources/hotspots/Asia-Pacific/Pages/Western-Ghats-and-Sri-Lanka.aspx>

²² A 15 km du village d'Uppangala

considérée comme une des dernières zones de la région à comporter des forêts peu perturbées par l'Homme (Pascal and Pélissier 1996). Le suivi de cette zone a été initié en 1984 par l'Institut Français de Pondichéry (IFP) dans le cadre de travaux sur la reconstitution des peuplements après exploitation (Loffeier 1988). En 1989, Jean-Pierre Pascal a découvert une parcelle dont la première exploitation prévue au début des années 80²³ avait été repoussée et finalement interdite suite à la mise en place de mesures de protection par le Ministère des forêts de l'état du Karnataka (Pélissier *et al.* 2011). Le programme Uppangala a alors été réorienté vers l'étude de la dynamique des peuplements naturels en 1990 et le dispositif d'étude permanent d'Uppangala (UPSP) a été installé par l'IFP²⁴. Depuis lors, l'IFP assure le suivi de ce dispositif en collaboration avec le ministère des forêts de l'état du Karnataka (KFD), gestionnaire du domaine forestier.

Les parcelles du dispositif d'étude sont situées entre 400 et 600 m au-dessus du niveau de la mer juste sous la crête des Ghâts sur un terrain marqué par une forte pente (pente moyenne de 50 ± 19 %) orientée vers le Nord et, plus localement, par des oppositions de versants Est-Ouest façonnées par les cours d'eau temporaires qui descendent la pente. Le dispositif représente une superficie de 5,07 ha sous forme de plusieurs transects de 20 m de large et de 180 à 370 m de long, orientés Nord-Sud, et de plusieurs parcelles rectangulaires (Figure 1.14). Le dispositif est subdivisé en quadrats élémentaires de 10 m \times 10 m dans lesquels les arbres ont été cartographiés. La mesure

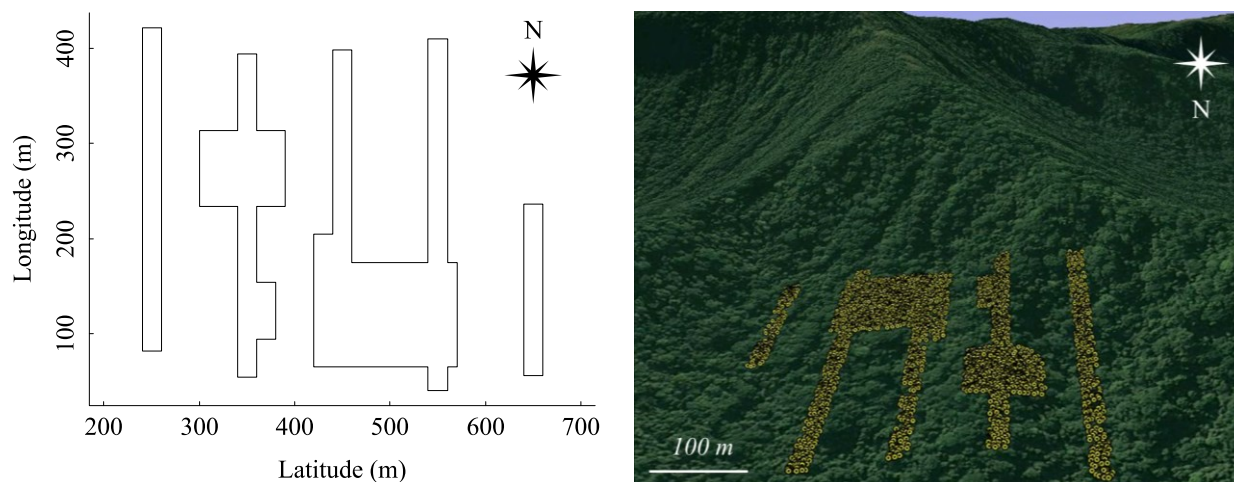


Figure 1.14 : Représentation des parcelles du dispositif en projection orthogonale (à gauche) et projetées sur des images aériennes en relief (à droite, source: Google, 2011). L'orientation est inversée sur les deux représentations pour faciliter la visualisation du relief.

²³ Aucune autre coupe antérieure n'a été identifiée dans les registres de la réserve de Kadamakal et la parcelle n'était accessible qu'après plusieurs heures de marche depuis le village d'Uppangala avant la mise en place d'une piste forestière en 1959. S'il y a eu un impact de l'Homme, il s'est probablement limité à la collecte de produits forestiers mineurs par les villageois (Salaün 1995).

²⁴ La signature régulière d'accords avec le Karnataka Forest Department (KFD) permet à l'IFP de continuer ses recherches dans cette zone dont l'accès est désormais très restreint.

de la pente à chaque angle des quadrats a permis de digitaliser un modèle numérique de terrain (MNT) détaillé (résolution 3 m x 3 m) sur l'ensemble du dispositif et d'en extraire une valeur de pente et d'exposition du terrain pour chaque arbre (Pélissier *et al.* 2011). La numérisation d'un MNT à plus large échelle, mais aussi plus faible résolution (30 m x 30 m, ASTER GDEM Validation Team 2011), a permis de compléter le MNT détaillé du dispositif pour pouvoir prendre en compte les éventuels ombrages dus au relief dans les calculs de bilan radiatif.

Sur le dispositif, tous les arbres de plus de 30 cm de circonférence à 1,30 m (*gbh*) ont été équipés d'un dendromètre fixe (Figure 1.15) permettant de mesurer la circonférence de manière répétée, toujours précisément au même endroit sur le tronc, et avec une précision parmi les plus importantes avec des outils à lecture manuelle (précision théorique de 0,2 mm sur la circonférence). Le diamètre de tous les arbres du dispositif a donc été mesuré tous les ans depuis 1990 et même tous les 6 mois (en fin de saison sèche et en fin de saison humide) les 5 premières années (voir détail dans Pélissier *et al.* 2011). Tous les arbres ont été identifiés au niveau de l'espèce et 102 espèces ont été recensées, selon une nomenclature taxonomique faisant référence à celle de l'herbier de l'IFP (HIFP ; <http://ifp.plantnet-project.org/>). Le statut (mort / vivant) de chaque arbre a lui aussi été évalué lors de chaque recensement. Pour des raisons techniques (temps nécessaire), le recrutement n'a été évalué que tous les 4 ans en moyenne (Pélissier *et al.* 2011). Ainsi, lors des campagnes de recrutement tous les arbres ayant franchi le seuil de *gbh* de 30 cm ont été identifiés, géolocalisés et équipés d'un dendromètre. Au total, 3870 arbres ont ainsi été suivis dont environ 80 % sur au moins 15 ans²⁵. Le jeu de données complet comporte donc 87892 observations sur la période d'observation 1990 – 2011. Les données récoltées en 2012, 2013 et 2014 n'ont pas été nettoyées et numérisées pour le moment en raison de la charge



Figure 1.15 : Dendromètre ruban fixe à vernier placé sur un tronc à 1,30m du sol (Pélissier *et al.* 2011).

²⁵ Certains arbres étant morts ou ayant été recrutés durant la période n'ont donc pas été observés durant toute la période.

supplémentaire de travail apportée aux personnes en charge de la saisie des données par la récente extension du dispositif (de 5,07 à 10 ha).

Les données récoltées sur le dispositif ont été utilisées dans des travaux concernant les relations entre structure et dynamique (Pélissier 1995, Elouard *et al.* 1997), des travaux d'analyse architecturale du peuplement (Durand 1997, Madelaine-Antin 2009) et quelques travaux de modélisation de la dynamique à l'échelle du peuplement (Moravie *et al.* 1999, Robert 2003, Robert and Moravie 2003). Ce jeu de données exceptionnel par la régularité et la précision des mesures effectuées ainsi que par la qualité d'identification des espèces n'a donc été que peu exploité depuis une dizaine d'années alors que la quantité de données a considérablement augmenté.

1.4.1. Données climatiques

Les seules données climatiques acquises sur le terrain concernent la pluviométrie mensuelle (acquisition journalière) présentée en Figure 1.16. Des données complémentaires concernant la température ainsi que la pluviométrie (de 1905 à 2011) ont été obtenues à partir de données provenant de différentes stations météorologiques dans le monde et interpolées sur une grille de 0,5° de résolution sur tout le globe²⁶ (Harris *et al.* 2014). La température moyenne ainsi que la position géographique du dispositif ont ensuite été utilisées pour calculer un indice d'évapotranspiration potentielle (PET) selon la formule de Thornthwaite (1948), correspondant à la quantité d'évaporation et de transpiration qui se produirait si suffisamment d'eau était disponible.

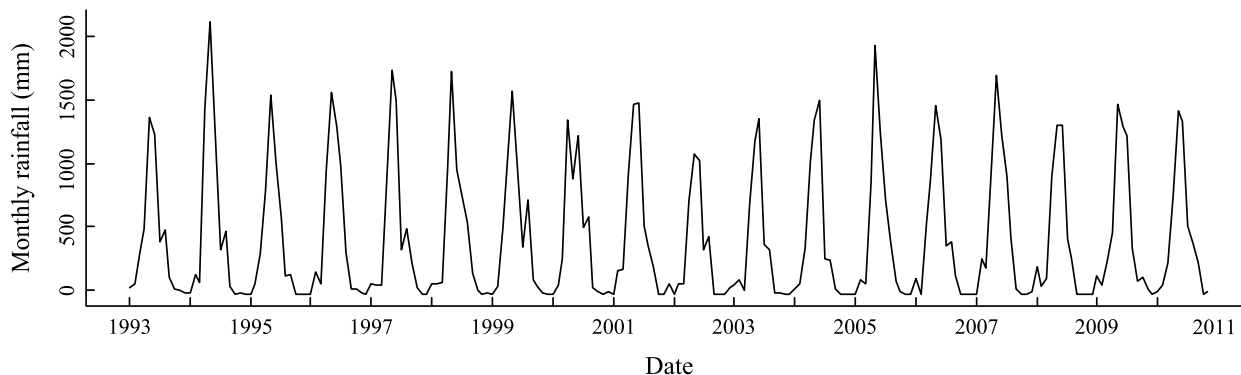


Figure 1.16 : Pluviométrie mensuelle enregistrée à Uppangala. La position des dates en abscisse correspond au mois de Mars.

²⁶ Données fournies par le Climatic Research Center de l'Université de East Anglia au Royaume-Uni (<http://www.cru.uea.ac.uk/>).

Avec la pluviométrie mensuelle, la PET a été utilisée pour calculer le Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index (SPEI), un indice de sécheresse défini par Vicente-Serrano *et al.* (2010). Le SPEI est lui-même basé sur le Standardized Precipitation Index (SPI), un indice de sécheresse depuis longtemps validé par les chercheurs et qui présente l'avantage de prendre également en compte une information concernant la végétation (en l'occurrence, le PET). Il présente néanmoins quelques désavantages car il nécessite plus de données que le SPI pour être calculé, il est sensible à la méthode de calcul du PET (trois méthodes sont communément utilisées : Thornthwaite, Hargreaves et Penman) et comme d'autres indices de sécheresse, une longue période d'observation (30-50 ans) est nécessaire pour échantillonner la variabilité naturelle (Vicente-Serrano *et al.* 2010). La température mensuelle, la pluviométrie mensuelle et le SPEI mensuel, moyennés sur 4 ans pour faire ressortir les tendances sur le long terme sont présentés en Figure 1.17.

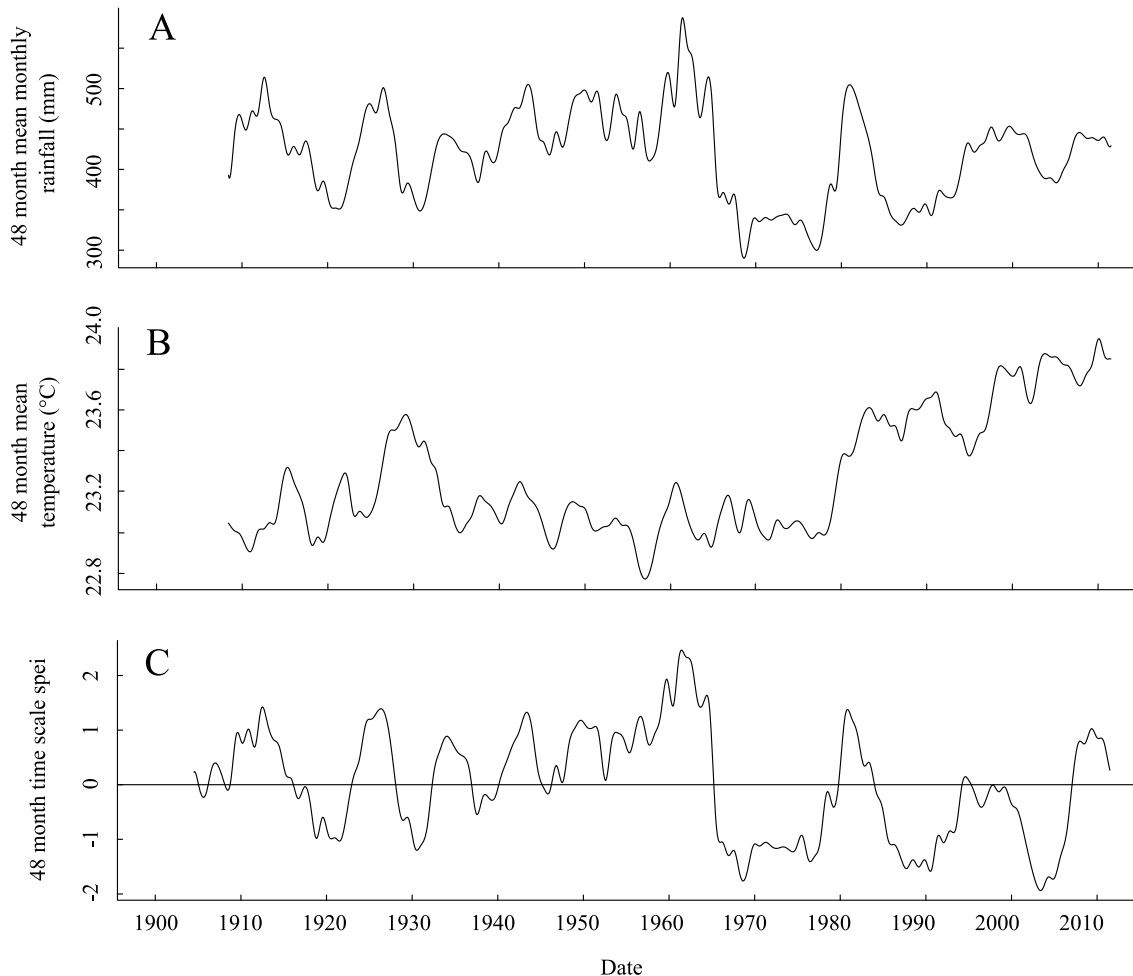


Figure 1.17 : Évolution de la pluviométrie (A), de la température (B) et du SPEI (C) sur un siècle. Les moyennes sur 4 ans ont été utilisées pour faire apparaître les tendances ou fluctuations à large échelle temporelle.

Enfin, la localisation géographique du dispositif, les données topographiques issues du modèle numérique de terrain (altitude, pente et exposition) et la localisation de chaque arbre au sein du dispositif, nous ont permis de calculer des bilans radiatifs pour chacun des arbres. La méthode utilisée (implémentée dans le logiciel Arcgis 9.3) est basée sur une méthode de bassin visuel hémisphérique (hemispherical viewshed) développée par Rich *et al.* (1994) et améliorée par Fu and Rich (2002).

1.4.2. Caractéristiques générales de la communauté d'Uppangala

Le dispositif est caractérisé par une diversité spécifique relativement faible comparée à d'autres FTH. La courbe d'accumulation des espèces en Figure 1.18 montre que 102 espèces sur environ 5 ha correspond presque à la saturation en espèces alors que dans certaines FTH on compte plus de 250 espèces sur un seul hectare (Wright 2002). De plus, ce peuplement est caractérisé par la dominance d'un petit nombre d'espèces et la rareté de la grande majorité. Ainsi, 6 espèces (*Vateria indica* L., *Humboldtia brunonis* Wall., *Myristica dactyloides* Gaertn., *Knema attenuata* (J.Hk. & Th.) Warb., *Palaquium ellipticum* (Dalziel) Baill. et *Dipterocarpus indicus* Bedd.) représentent par exemple plus de 57% des individus échantillonnés. Les espèces du dispositif ont été classées par Pélissier (1995) dans des groupes structuraux en fonction de la strate verticale qu'elles peuvent atteindre (strate *émergente*, de *canopée*, de *sous-canopée* ou de *sous-bois*). Au moins une des 6 espèces dominantes est représentée dans chacune de ces strates potentielles, faisant d'elles des espèces structurantes du peuplement.

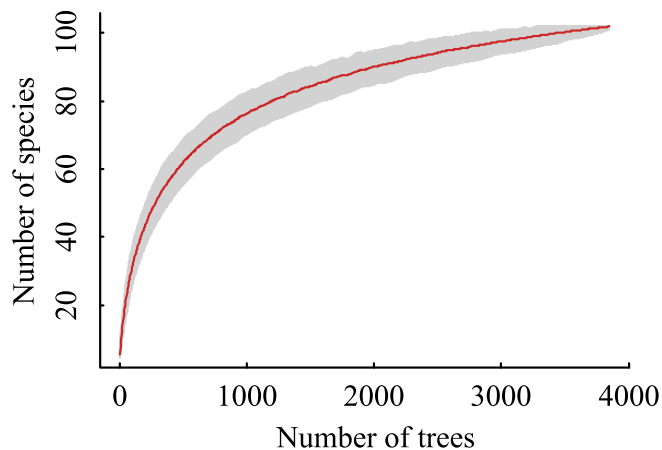


Figure 1.18: Courbe d'accumulation des espèces sur les 5 ha du dispositif d'Uppangala.

Sur la période d'un peu plus de 20 ans d'observation, certaines variables de peuplement ont évolué. La Figure 1.19 montre notamment l'évolution de quatre variables classiquement utilisées pour décrire la structure d'un peuplement. L'augmentation de la surface terrière et du diamètre moyen ainsi que la diminution de la densité semblent suggérer que le peuplement pourrait se trouver dans une phase de maturation. Cette constatation est à première vue surprenante car rien n'indique (notamment dans les documents de l'administration forestière) que le site ait pu connaître une perturbation majeure dans un passé de l'ordre du siècle. C'est en tout cas une hypothèse que des simulations de la dynamique démographique peuvent permettre de mettre à l'épreuve.

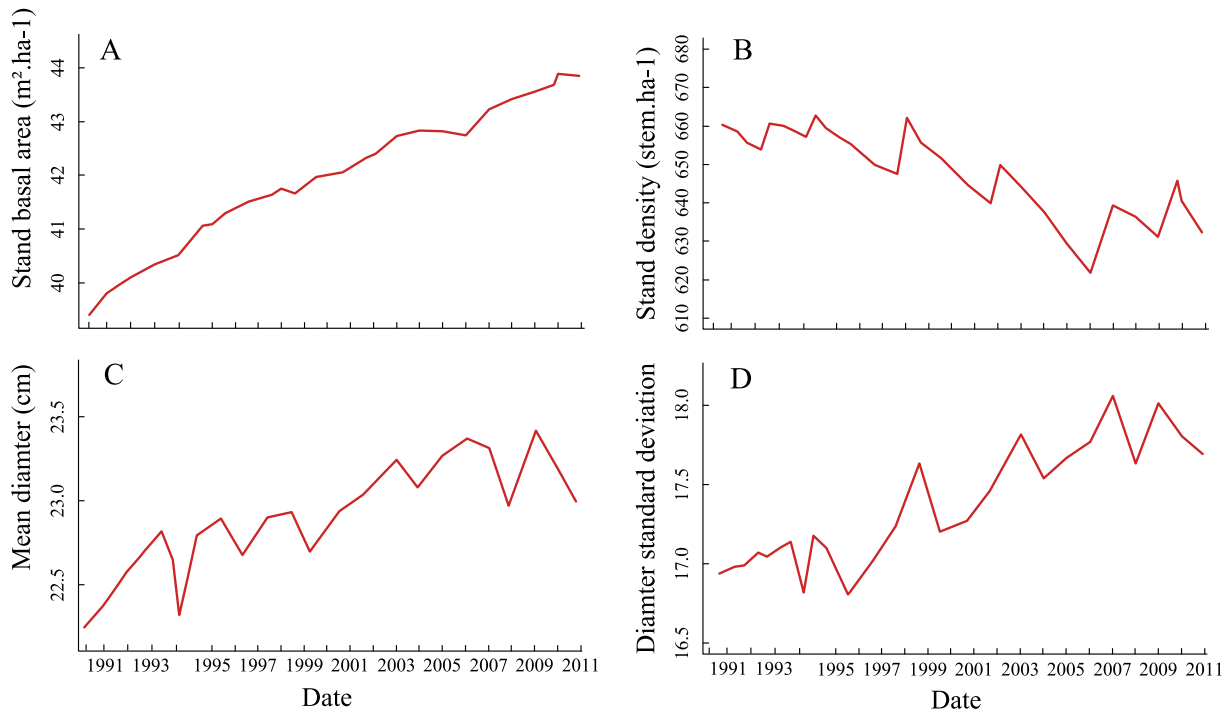


Figure 1.19 : Évolution de variables décrivant la structure du peuplement au cours de la période d'observation (A : surface terrière ; B : densité ; C : diamètre moyen ; D : écart type du diamètre).

1.5. Questionnement scientifique et structure du manuscrit

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre la dynamique de la communauté d'arbres observée à Uppangala depuis 1990. L'observation d'une dynamique non stationnaire sur cette période soulève notamment des questions concernant les processus en jeu dans la dynamique. De plus, des éléments récemment apportés au débat sur la place de la variabilité intraspécifique dans la définition des stratégies écologiques de coexistence des espèces font du site d'Uppangala un cas d'étude privilégié pour caractériser les structures de la variabilité des processus

démographiques. La qualité et la quantité des données collectées à Uppangala depuis plus de vingt ans offrent en effet la possibilité de caractériser la diversité des stratégies écologiques.

Aussi, nous avons cherché à apporter des éléments de réponse à plusieurs questions principales concernant l'écologie de la communauté d'Uppangala :

- Dans quelle mesure la dynamique observée reflète des mécanismes d'interaction entre individus ou espèces et d'éventuels effets des changements du climat ?
- Comment caractériser la stratégie écologique d'une espèce ?
 - Est-ce que la croissance maximale d'une espèce, grandeur fréquemment utilisée pour décrire sa tolérance à l'ombre, est bien une variable synthétique traduisant les stratégies écologiques à Uppangala ? En outre, est-ce une variable informative pour la majorité des espèces à croissance intermédiaire ?
 - Est-ce que le compromis entre croissance en lumière et mortalité à l'ombre est observé à Uppangala, dispositif caractérisé par son faible régime de perturbation (c.-à-d. peu d'espèces clairement pionnières) ?
 - Quelle est l'importance relative des différents niveaux de variabilité des processus démographiques à Uppangala ?
 - Est-il possible d'identifier la part de variabilité des processus due à l'hétérogénéité génétique des populations ?

Ces questions ont motivé la mise en œuvre de modèles statistiques sous-exploités ou rarement utilisés en écologie végétale mais toutefois plus adaptés que les approches classiques. Les principales originalités méthodologiques concernent (I) l'utilisation mais surtout l'interprétation plus poussée qu'à l'habitude des modèles à effets fixes et aléatoires pour structurer la variabilité du processus de croissance, (II) l'exploitation d'une décomposition de la croissance pour prédire la mortalité, (III) l'utilisation de la taille de l'arbre comme échelle temporelle dans le but d'étudier sa survie et (IV) l'étude des propriétés émergentes de ces modèles à l'échelle de la communauté grâce à des simulations de la dynamique.

Toutes les analyses ont été faites avec R (R. Development Team Core. 2012), un logiciel de statistique libre à la popularité croissante et dépassant aujourd'hui celle d'autres logiciels de statistiques sous licences payantes. R dispose en effet d'une très grande communauté d'utilisateurs mais surtout de contributeurs qui développent des bibliothèques de fonctions permettant des opérations spécifiques (modélisation, représentation des données, etc.). Les principales bibliothèques complémentaires ayant permis de réaliser ce travail de thèse sont :

- *lme4* (version 1.0-4, Bates *et al.* 2013) et *nlme* (version 3.1-117, Pinheiro *et al.* 2014) pour les modèles mixtes utilisés pour modéliser la croissance.
- *survival* (version 2.37-7, Therneau 2014) pour les analyses de survie.
- *JM* (version 1.3-0, Rizopoulos 2010) pour les modèles conjoints.

1.5.1. Organisation des résultats principaux et complémentaires

Tous les résultats importants sont présentés sous forme d'articles scientifiques constituant le squelette du manuscrit. Ces articles, disponibles en annexes, sont en cours de publication ou encore en préparation pour certains. Ces derniers sont donc susceptibles d'évoluer jusqu'à leur publication. La suite de ce manuscrit a pour objectif de mettre en relation les différents résultats qui ont été obtenus au cours de la thèse. Tous les travaux effectués durant ces trois ans n'y sont pas présentés pour ne garder que l'essentiel et surtout souligner les avancées majeures sur la compréhension de la dynamique de la forêt d'Uppangala. Le manuscrit est organisé en trois chapitres qui présentent (I) la caractérisation de la diversité des stratégies de croissance des arbres, (II) la caractérisation du lien entre croissance et mortalité et, (III) l'étude des propriétés émergentes de ces modèles à l'échelle de la communauté grâce à des simulations. Un dernier chapitre permet de les discuter de manière transversale et vient conclure le manuscrit.

1.5.2. Communications scientifiques

Communications écrites

Le Bec, J. Courbaud, B., Le Moguédec G., Péliissier R., Characterizing tropical tree growth strategies: learning from inter-individual variability and scale invariance. *accepted in Plos One*.

Le Bec, J. Courbaud, B., Le Moguédec G., Péliissier R., Tree growth variability structure explains mortality patterns in a tropical forest. *in prep for Journal of Ecology*.

Le Bec, J. Courbaud, B., Le Moguédec G., Péliissier R., Joint modeling of tree growth and mortality accounts for variable ontogenetic selection in heterogeneous tropical tree populations. *in prep for The American Naturalist*.

Le Bec, J., Cornu, G., Courbaud, B., Le Moguédec G., Péliissier R., Simulations highlight the role of disturbance history and individual variability in shaping the transient dynamics of a tropical forest. *in prep for Journal of Tropical Ecology*.

Communications orales

Le Bec, J., Le Moguédec, G. & Péliissier, R. (2011). Modeling tree mortality from a 20 years forest survey in the Western Ghats of India. International Union of Forest Research Organizations (IUFRO), "Research priorities in tropical silviculture: towards new paradigms?" 15 - 18 November 2011, Montpellier, Fr

Le Bec, J., Le Moguédec, G., Courbaud, B. & Péliissier, R. (2013). Improving individual tree mortality predictions using individual growth deviations from species growth in a tropical forest. International Society for Ecological Modelling (ISEM) 2013, "*Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability in the context of Global Change*", 28 - 31 October 2013, Toulouse, Fr

Nath C., Ayyapan N., Bader J.L., **Le Bec J.**, Vega C., Péliissier R. Interactions between climate and ecological processes to explain why Uppangala wet evergreen forest (Western Ghats, India) is a carbon sink. Center for Tropical Forest Science Network (CTFSNET). "*Dynamics of Global Forests under a Changing Climate*". 15-19 December 2014. San Francisco, USA

2) Stratégies de croissance

Caractérisation des stratégies de
croissance des arbres et structuration de
la variabilité observée

2.1. Introduction

Ce chapitre a pour objectif de présenter les résultats et conclusions majeures concernant la variabilité des stratégies de croissance des espèces d'arbres à Uppangala. L'analyse des variations de la croissance a permis de mettre en évidence plusieurs résultats intéressants et nous a conduits à remettre en question certaines hypothèses classiques de l'écologie à travers un article accepté dans la revue PLoS One.

Le Bec, J. Courbaud, B., Le Moguédec G., Péliissier R., Characterizing tropical tree growth strategies: learning from inter-individual variability and scale invariance. *accepted in Plos One*

2.2. Résultats principaux et discussion

Dans ce chapitre (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One), nous avons montré qu'il est possible de structurer une grande partie de la variabilité des valeurs mesurées de la croissance grâce à des facteurs biotiques et abiotiques simples et des effets aléatoires individuels et temporels (jusqu'à 80% pour les espèces à forte croissance). Les approches classiques, même quand elles prennent en compte des effets individuels, se limitent (à l'exception des travaux de Clark *et al.* 2007) à expliquer une part de la variabilité observée par des facteurs environnementaux (Fox *et al.* 2001), comme nous l'avons fait dans un premier temps, mais la structure de la variabilité non expliquée par ces facteurs n'est jamais discutée. Dans un second temps, nous avons montré que la variabilité de la croissance telle qu'elle est structurée par le modèle mixte permet de comparer les espèces d'un point de vue qualitatif, c.-à-d. en s'affranchissant de ce que nous avons appelé *l'effet d'échelle* induit par les différences de croissance inhérente à chaque espèce (en l'occurrence, la croissance maximale de l'espèce sur le dispositif).

Notre approche a permis de quantifier la part relative de variabilité qui est expliquée par des facteurs environnementaux observés (compétition, taille de l'arbre, pente et exposition du terrain) et celle qui est structurée par les effets aléatoires individuels et temporels (appelés RITEs pour Random Individual and Temporal Effects selon Clark *et al.* 2007). Pour la première fois en FTH, nous avons ainsi structuré la variabilité de la croissance due à de l'hétérogénéité observée et latente des conditions de croissance pour un grand nombre d'espèces (les 102 présentes sur le dispositif). En moyenne, un tiers de la variabilité capturée par le modèle a été expliquée par les covariables, tandis que deux tiers ont été attribuées à l'hétérogénéité latente des conditions de croissance.

Ces facteurs latents, potentiellement nombreux selon certains auteurs (Clark *et al.* 2010), peuvent inclure des facteurs environnementaux non mesurés (p. e. profondeur locale du sol) ou non mesurables (p. e. dynamique des communautés mycorhiziennes) ainsi que des différences génétiques ou d'histoire de vie entre individus d'une même espèce. Nous avons montré en annexe de Le Bec *et al.* (accepted in PLoS One) que l'effet aléatoire individuel était structuré dans l'espace (les arbres proches dans l'espace ont en moyenne un effet individuel plus similaire que les arbres éloignés), soulignant ainsi le fait que des facteurs environnementaux eux aussi structurés dans l'espace sont probablement à l'origine d'une partie de ces effets individuels. De même nous avons identifié qu'une part de la variabilité temporelle capturée par l'effet aléatoire date était liée à des variables climatiques. En particulier, une augmentation de la température atmosphérique semble fortement associée à une baisse de croissance synchrone entre les individus d'une même population (aussi documentée dans d'autres études, voir Le Bec *et al.* accepted in PLoS One, File S2). Ainsi, au vue de la tendance forte à l'augmentation de la température atmosphérique sur le dispositif depuis les années 70 (Figure 1.17 B) et des prédictions de hausse généralisée de cette température dans le futur (IPCC 2013), il est vraisemblable que les évolutions récentes du climat aient un impact à long terme sur les forêts d'Uppangala.

L'importance de cette variabilité non expliquée fait que les réponses des espèces aux quelques facteurs observés et mesurés se superposent très largement (Figure 2.1) et peuvent conduire à la conclusion que les espèces ne sont pas différenciées (comme postulé dans la théorie neutre de la biodiversité de Hubbell 2001). Une vision alternative consiste à dire que, bien qu'une espèce soit

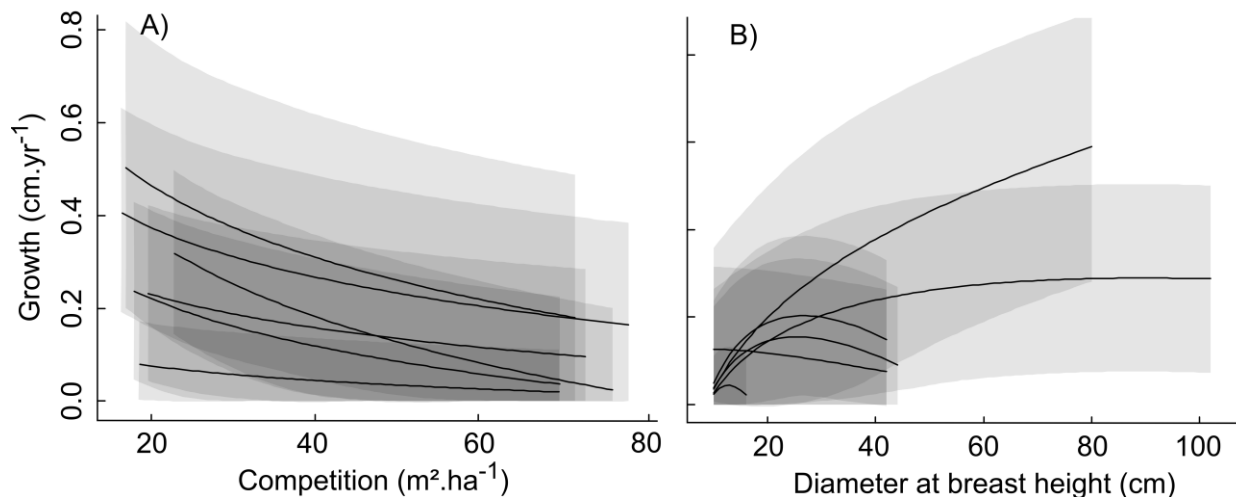


Figure 2.1 : Superposition des réponses à la compétition (A) et au cours de l'ontogénie (B) pour les six espèces dominantes du peuplement à Uppangala. Les lignes décrivent les réponses moyennes des espèces dans des conditions standards et les enveloppes représentent la distribution des effets individuels autour de ces réponses moyennes (extrait de Le Bec *et al.* accepted in PLoS One).

plus performante qu'une autre dans certaines conditions observées, des facteurs latents au niveau individuel font que des arbres de l'espèce la moins performante seront plus performants que certains arbres de l'espèce la plus performante et vice-versa. Cette conception suggère que des opportunités de réussite (relative) existent et qu'elles sont beaucoup plus fréquentes que ce qui est généralement évoqué, même pour les espèces qui paraissent en moyenne systématiquement moins performantes. La fréquence de ces opportunités de réussite relative favoriserait ainsi la coexistence des espèces (Clark *et al.* 2007).

Le fait de structurer la variabilité observée nous a finalement permis de mieux identifier les stratégies de croissance des espèces. Nous avons montré que la croissance inhérente d'une espèce apparaît indépendante d'autres axes définissant la stratégie des espèces (comme la réponse à la compétition ou la variabilité ontogénique). Habituellement, la croissance inhérente d'une espèce, qui résulte d'un ensemble de valeurs de traits fonctionnels propres à cette espèce (Poorter *et al.* 1990, Atkin *et al.* 1998, Westbeek 1999), est utilisée comme proxy pour sa stratégie de croissance (Alder *et al.* 2002 fig. 2). Ainsi, les espèces à forte croissance sont souvent vues comme les espèces les plus héliophiles et pionnières tandis que les espèces à faible croissance sont vues comme les espèces les plus tolérantes à l'ombre (Swaine and Whitmore 1988). Cette affirmation est sans doute vraie pour quelques espèces au comportement extrême, c.-à-d. aux extrémités du gradient de tolérance à l'ombre. Néanmoins, la prise en compte de la croissance inhérente des espèces comme facteur d'échelle nous a permis de montrer ici que toute la gamme de réponses à la compétition et de variabilité ontogénique se retrouve quelle que soit la croissance inhérente des espèces. C'est le cas notamment pour les espèces intermédiaires en termes de croissance inhérente, qui représentent la plus grande part de la communauté. La Figure 2.2 montre que, d'une part, si l'effet d'échelle n'est pas pris en compte ("*Sensitivity*"), la croissance maximale de l'espèce semble bien prédire une part de sa sensibilité à la compétition et que, d'autre part, quand l'effet d'échelle est pris en compte ("*Relative sensitivity*"), cette affirmation devient fausse. Il est donc fort probable que l'hypothèse classique liant croissance inhérente et stratégie de tolérance à l'ombre vienne aussi en partie de la confusion entre la réponse des espèces à la compétition et leur croissance inhérente.

De manière générale, la notion de variabilité devrait toujours être considérée de manière relative à ce que nous avons appelé l'échelle du processus (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One) afin de bien séparer les aspects quantitatifs et qualitatifs en jeu (Valladares *et al.* 2006).

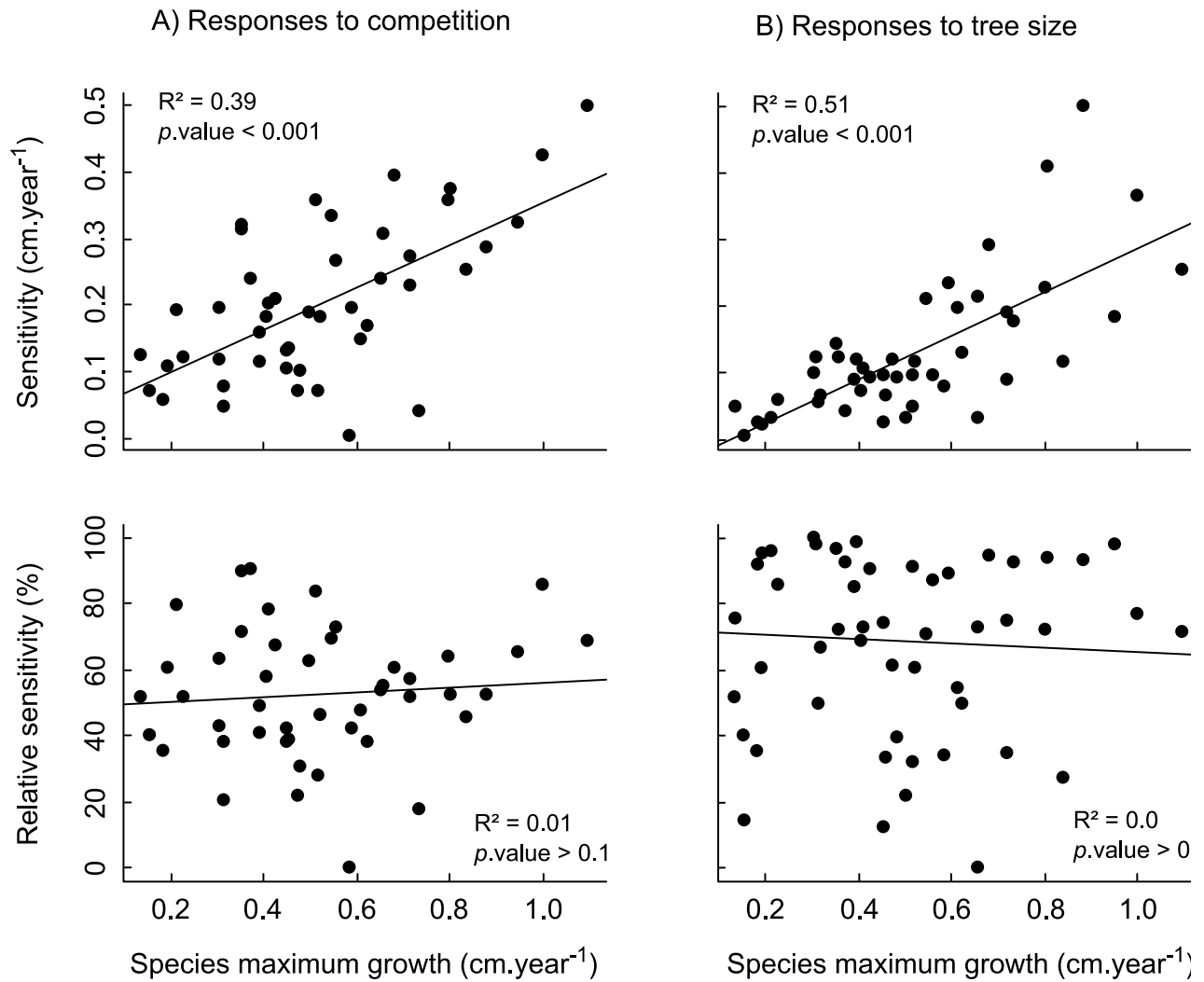


Figure 2.2 : Réponses des espèces à la compétition (A) et à la taille des arbres (B) en termes de croissance. La ligne du haut ("Sensitivity") représente le changement absolu de croissance quand la variable compétition ou taille de l'arbre augmente. La ligne du bas ("Relative sensitivity") représente ce changement en proportion de la croissance maximale de l'espèce (extrait de Le Bec et al. accepted in PLoS

3) Relations entre croissance et mortalité

Relations entre croissance et mortalité

3.1. Introduction

Ce chapitre a pour objectif de présenter les résultats et conclusions majeures concernant la variabilité du processus de mortalité, et plus particulièrement, le lien entre la mortalité des arbres et la variabilité de leur croissance discutée dans le chapitre précédent. Ce chapitre de la thèse a été motivé par le constat que la mortalité est un processus très important de la dynamique forestière mais que sa variabilité est souvent considérée comme stochastique, voire entièrement aléatoire alors que des mécanismes déterministes ont été identifiés comme fortement influents, notamment la croissance des arbres. Deux approches ont été utilisées pour améliorer notre compréhension du lien entre la variabilité de la croissance et la mortalité et ainsi mieux comprendre et prédire les motifs de variation de la mortalité des arbres. Un premier article (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology) met en évidence et discute, à l'échelle de la communauté, le lien entre la variabilité de la croissance pour partie expliquée par des variables observées et pour partie quantifiée par un effet individuel (discuté en Chapitre 2, Le Bec *et al.* accepted in PLoS One) et la mortalité des arbres. Un second article (Le Bec *et al.* in prep for The American Naturalist) met en évidence, à l'échelle de quatre espèces structurantes de la forêt d'Uppangala, le fait que la variabilité de la croissance reflète une hétérogénéité de la population en termes de risque individuel de mortalité. Les résultats montrent que la non prise en compte de ce facteur de sélection, qui modifie la composition des populations au court du temps en éliminant d'abord les individus les plus fragiles, peut fortement biaiser les estimations de fonctions de survie à l'échelle individuelle.

L'objectif de ce chapitre est d'abord de mieux comprendre et prédire la mortalité des arbres afin d'analyser la variabilité des stratégies écologiques et la place des variations interindividuelles dans la manière de définir ces stratégies. Ce travail nous a conduits à explorer de nouvelles approches de modélisation issues d'autres champs disciplinaires, qui se sont révélées prometteuses pour répondre au premier objectif.

Le Bec, J. Courbaud, B., Le Moguédec G., Péliissier R., Tree growth variability structure explains mortality patterns in a tropical forest. *in prep for Journal of Ecology*.

Le Bec, J. Courbaud, B., Le Moguédec G., Péliissier R., Joint modeling of tree growth and mortality accounts for variable ontogenetic selection in heterogeneous tropical tree populations. *in prep for The American Naturalist*.

Les travaux préliminaires à ces deux études ont fait l'objet de deux communications orales dans des conférences internationales :

Le Bec, J., Le Moguédec, G. & Pélissier, R. (2011). Modeling tree mortality from a 20 years forest survey in the Western Ghats of India. International Union of Forest Research Organizations (IUFRO), "*Research priorities in tropical silviculture: towards new paradigms?*" 15 - 18 November 2011, Montpellier, Fr

Le Bec, J., Le Moguédec, G., Courbaud, B. & Pélissier, R. (2013). Improving individual tree mortality predictions using individual growth deviations from species growth in a tropical forest. International Society for Ecological Modelling (ISEM) 2013, "*Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability in the context of Global Change*", 28 - 31 October 2013, Toulouse, Fr

3.2. Résultats principaux et discussion

Dans ce chapitre, nous avons confirmé que la croissance d'un arbre était un élément déterminant de son risque de mortalité et que la variabilité de la croissance discutée dans le chapitre précédent avait une influence forte sur les motifs de variations du processus de mortalité. La première étude (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology) présente une approche de modélisation du lien entre la croissance et la mortalité en deux étapes. La première étape a consisté à modéliser la croissance de manière identique à ce qui est présenté dans le chapitre 2. La seconde étape a été d'utiliser les composantes modélisées de cette croissance comme prédicteurs de la mortalité des arbres. Nous avons ainsi analysé le lien entre la croissance individuelle des arbres et leur risque de mortalité à l'échelle de toute la communauté. Cette approche en deux étapes nous a finalement conduits à modéliser conjointement les deux processus ; une méthode fréquemment utilisée dans le domaine biomédical mais quasiment jamais utilisée en écologie bien que les questions de recherche soient semblables. Cette seconde approche n'a pu être appliquée à toutes les espèces du peuplement pour des raisons techniques (Le Bec *et al.* in prep for The American Naturalist), ce qui nous a conduit à restreindre l'analyse à quatre espèces abondantes et représentatives du peuplement d'Uppangala.

Que ce soit à l'issue d'une modélisation séparée, ou à l'issue d'une modélisation conjointe, l'utilisation de la croissance prédite par un modèle comme covariable dans le modèle de mortalité, a permis de mieux discriminer les arbres morts et vivants par rapport à l'approche

classique qui consiste à utiliser la valeur observée de la croissance pour prédire la mortalité. Ce premier résultat valide donc l'intérêt et la pertinence des deux approches utilisées ici.

La première approche en deux étapes (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology) a en outre permis de mettre en évidence des effets directs et indirects (c.-à-d. via une modification de la croissance) de deux variables associées à la mortalité : la taille de l'arbre et la surface terrière locale. La Figure 3.1 présente les causes possibles de tels effets directs, en complément des effets indirects via la croissance. Nous avons notamment mis en évidence que la surface terrière locale, habituellement utilisée pour représenter le niveau de compétition (effet indirect négatif sur la survie via une baisse de croissance) pouvait aussi avoir un effet positif direct sur la survie des arbres. Cet effet positif est probablement lié à des mécanismes de facilitation ou de protection mécanique des gros arbres (Hurst *et al.* 2011) ou à des mécanismes de protection de groupe vis-à-vis de pathogènes ("herd protection" pour les animaux ; Peters 2003).

Pour cette première approche, nous avons émis l'hypothèse que les variations de croissance induites par des facteurs observés et des facteurs latents pouvaient avoir une influence différente sur le risque de mortalité. L'idée sous-jacente était que les facteurs génétiques (inclus dans les facteurs latents et traduits par l'effet individuel du modèle de croissance) n'étaient pas de même nature que les facteurs environnementaux (observés ou non). Il n'y avait donc aucune raison de penser que ces facteurs aient eu le même effet sur le risque de mortalité (en particulier, effet de la génétique vs. de l'environnement). Le fait que l'utilisation ces deux composantes de la croissance ait amélioré l'ajustement des modèles de survie semble donc supporter notre hypothèse.

De plus, nous avons montré que, contrairement à l'approche classique, l'utilisation de la croissance modélisée comme prédicteur de mortalité nous permettait de mettre en évidence un effet nettement différent de la croissance sur la mortalité sur pied et la mortalité par chablis ou volis. En effet, la croissance a une influence bien plus forte sur la mortalité sur pied (Figure 3.2). Ce résultat tend donc à confirmer que les causes de mortalité dans ces deux cas sont bien

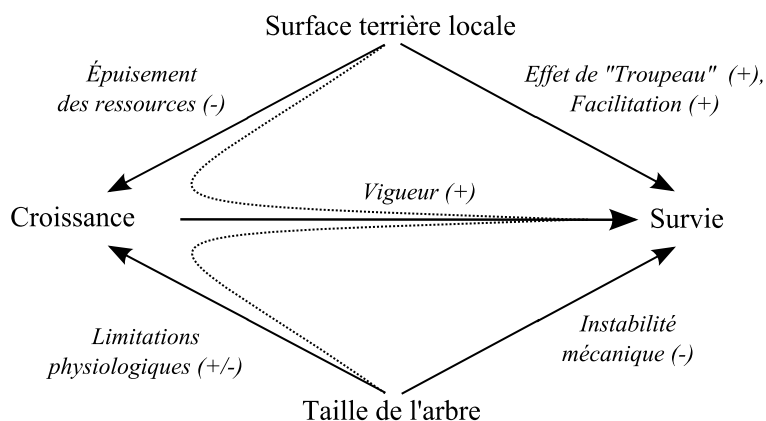


Figure 3.1 : Représentation schématique des relations directes (lignes pleines) et indirectes (lignes pointillées) entre compétition, taille de l'arbre, croissance et survie. Les signes (+) et (-) représentent le sens de la relation (extrait de Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology)

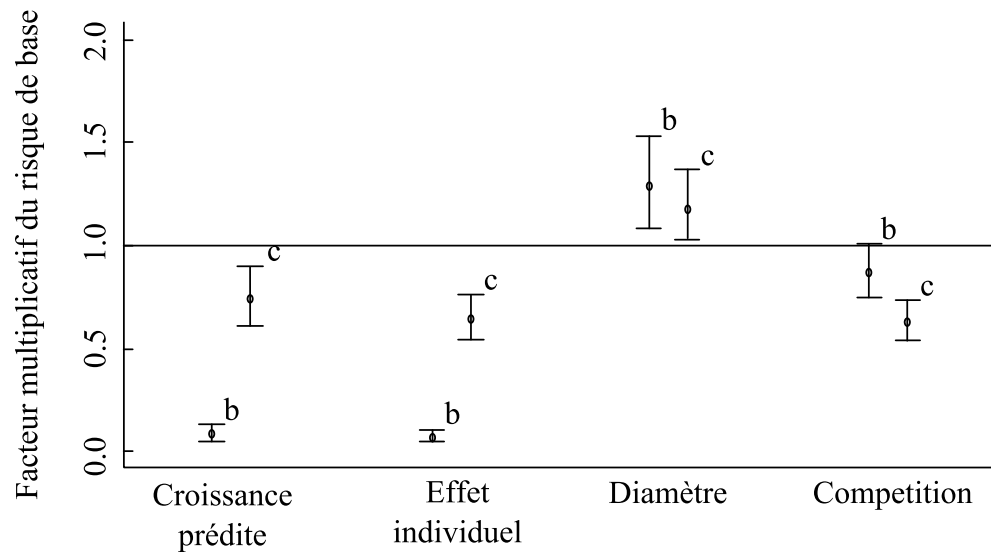


Figure 3.2: Facteurs multiplicatifs sur le risque de mortalité de base dans le modèle de Cox (estimation et intervalle de confiance) pour quatre covariables : croissance prédite par les covariables dans le modèle de croissance, effet individuel du modèle de croissance, diamètre de l'arbre (dbh) et compétition (surface terrière locale). Les indices b et c représentent respectivement le cas du modèle ajusté sur un jeu de données avec les arbres morts sur pied et un jeu de données avec les arbres morts cassés ou tombés. Extrait de Le Bec *et al.* (in prep for *Journal of Ecology*).

différentes. La mortalité sur pied serait plutôt associée avec des facteurs physiologiques tandis que les autres types de mortalité, plus accidentels, seraient plutôt associés à des facteurs physiques n'impliquant que peu la croissance de l'arbre. A notre connaissance, ce résultat n'a pas été mis en évidence clairement auparavant et montre donc l'intérêt de l'approche développée ici.

Enfin, ce travail nous a permis de discuter la manière dont le compromis entre croissance et mortalité, classiquement utilisé pour définir la notion de tolérance à l'ombre d'une espèce, devrait être abordé pour éviter toute confusion avec l'effet d'échelle du processus de croissance précédemment discuté (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One). La Figure 3.3 montre qu'à Uppangala la relation entre la croissance et la mortalité, respectivement en conditions de faible et forte compétition, est inverse à la relation attendue. Dans cette forêt, ce sont en moyenne les espèces à forte croissance dans des conditions de compétition favorables qui ont la mortalité la plus faible dans des conditions de compétition défavorables. Nous avons en revanche observé un compromis entre (i) la capacité de réponse à la compétition des espèces en termes de croissance, en proportion de leur croissance maximale, et (ii) leur mortalité en condition de forte compétition (Figure 3.3). Considérer la capacité de réponse à la compétition (de manière relative) en termes de croissance plutôt que le taux de croissance absolue en conditions de faible compétition, nous a paru conceptuellement plus adapté pour caractériser la tolérance à l'ombre des espèces. Ce

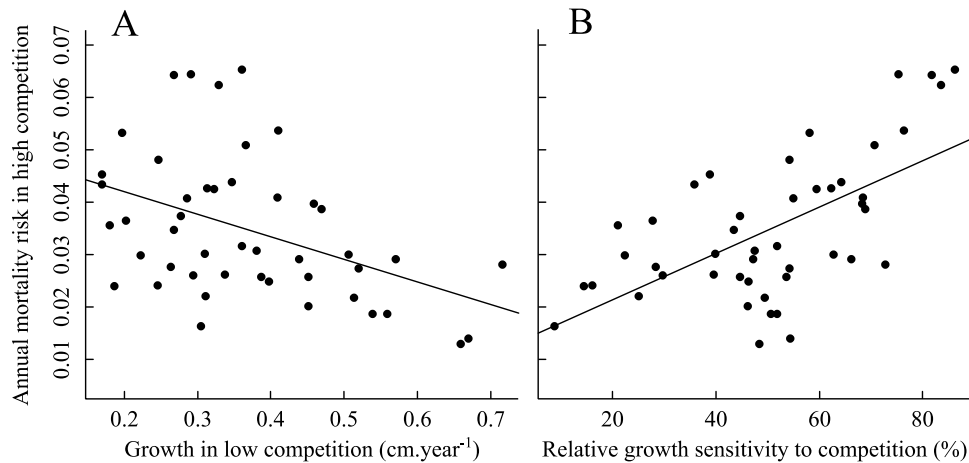


Figure 3.3: Relation inattendue entre la croissance et la mortalité des espèces (représentées ici par les points), respectivement en condition de faible et forte compétition (A). Relation entre réponse relative de la croissance à la compétition et mortalité en condition de forte compétition (B). Extrait de Le Bec *et al.* (in prep for *Journal of Ecology*).

résultat confirme l'importance et la pertinence de prendre en compte l'échelle du processus de croissance pour mieux identifier les stratégies écologiques.

La seconde approche de modélisation conjointe (Le Bec *et al.* in prep for *The American Naturalist*) a dans un premier temps permis de mieux représenter la variabilité des fonctions de survie individuelles (Figure 3.4) pour quatre espèces abondantes du dispositif. Dans le cadre du modèle conjoint, les prédictions des fonctions de survie individuelles sont dites dynamiques car elles prennent en compte la croissance prédite tout au long de la trajectoire ontogénique des individus pour prédire leur survie. L'intérêt théorique du modèle conjoint est de réduire le biais d'estimation des paramètres lié à la nature endogène de la croissance par rapport à la mortalité (discussion en section 1.3.2) et ainsi de mieux identifier l'association entre ces deux variables.

Nous avons ainsi comparé les fonctions de survie de petits arbres telles que prédites par le modèle conjoint tout au long de leur trajectoire ontogénique et la fonction de survie de la population prédite par un modèle de Cox utilisant la croissance modélisée en covariable (Figure 3.5). Pour les deux espèces de sous-canopée (*Knema attenuata*) et de sous-bois (*Humboldtia brunonis*) la fonction de survie de la population était nettement plus élevée que la fonction de survie individuelle moyenne. Ce type de différence, déjà mise en évidence sur des populations animales (Cam *et al.* 2002), n'a - à notre connaissance - jamais été quantifiée sur des populations d'arbres. Une interprétation de ces motifs est qu'au cours de l'ontogénie, les individus les plus fragiles d'une cohorte (en l'occurrence ayant une croissance faible relativement aux autres) disparaissent de la population (Service 2000, Cam *et al.* 2002, Zens and Peart 2003). Ainsi, les méthodes classiques font apparaître la survie des gros arbres plus forte que ce qui est prédit en

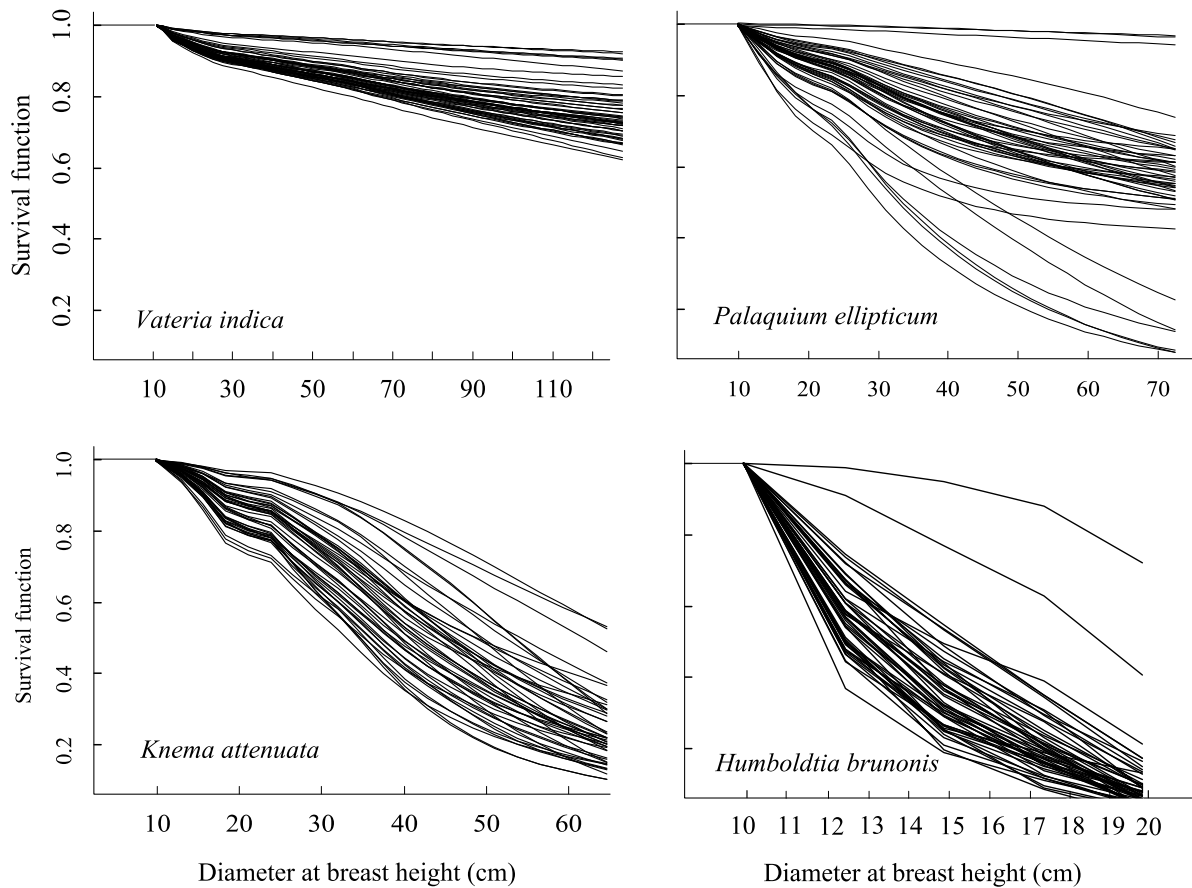


Figure 3.4 : Prédictions dynamiques des fonctions de survie (grâce au modèle conjoint) d'une cohorte représentée par les 40 plus petits arbres pour chacune des quatre espèces (extrait de Le Bec et al. in prep for The American Naturalist).

moyenne au niveau individuel par l'approche conjointe. Un tel mécanisme de sélection et de dérive de la composition d'une population est le résultat direct de l'existence de fluctuations de la croissance et du risque de mortalité entre individus qui ne sont pas expliquées par la taille des arbres (pour la plupart pris en compte par l'effet individuel du modèle de croissance présenté dans le chapitre 2 et utilisé dans la première approche présentée dans ce chapitre). De ce point de vue, les variations interindividuelles de la croissance et de la mortalité sont donc des éléments déterminants de la dynamique de certaines populations d'arbres.

Cette dérive n'a pas été observée pour les deux autres espèces considérées dans cette étude (*Vateria indica* et *Palaquium ellipticum*). Pour ces deux espèces, il n'y a pas de différence entre la fonction de survie moyenne individuelle et la fonction de survie de la population (Figure 3.5) jusqu'à un seuil de diamètre au-dessus duquel seuls quelques rares individus sont observés (le

motif au-delà de ce seuil a donc été interprété comme lié à des imprécisions de l'estimation de la fonction de survie de la population). L'absence de biais pour ces deux espèces est vraisemblablement liée à une moins grande dépendance de leur mortalité vis-à-vis de la croissance (Le Bec *et al.* in prep for The American Naturalist).

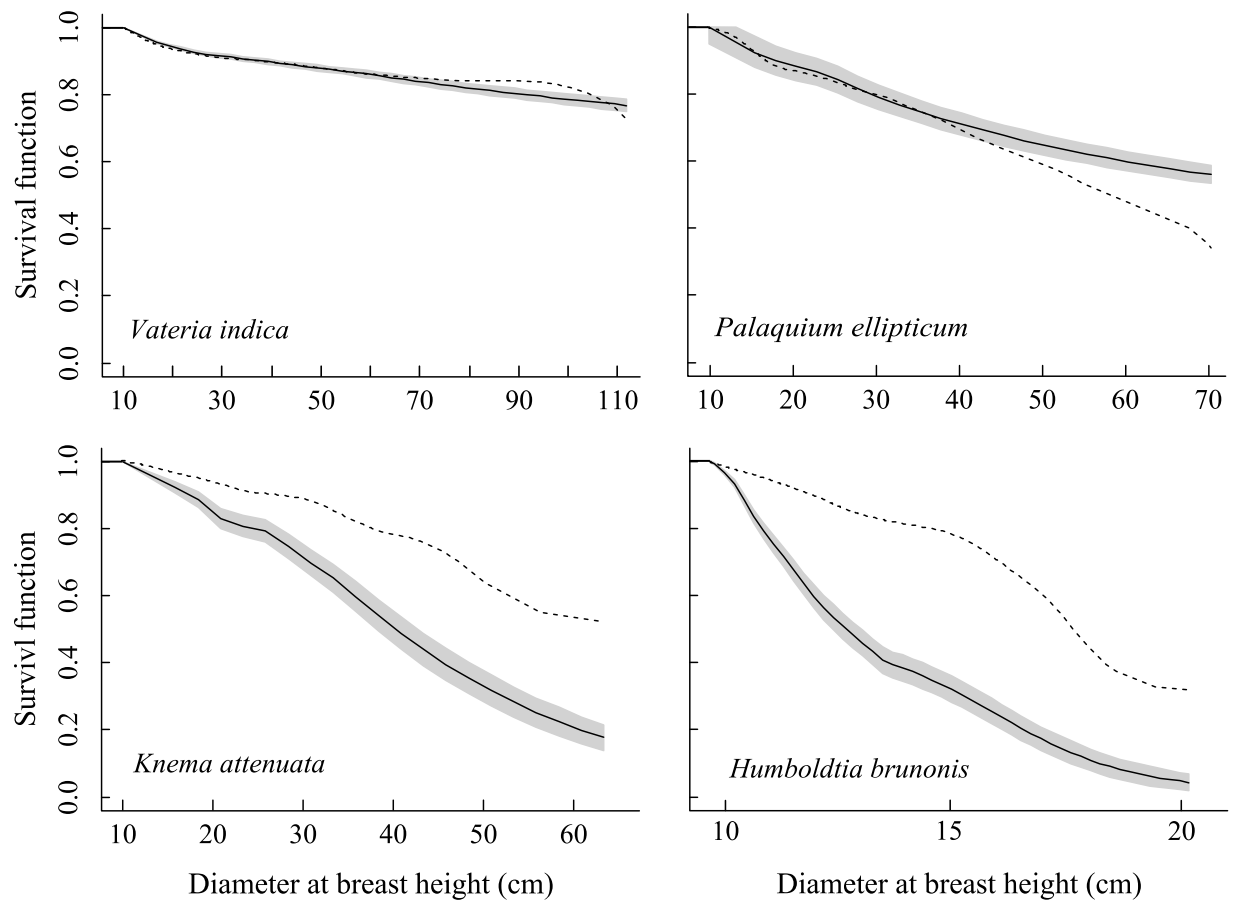


Figure 3.5 : Fonction de survie moyenne (ligne pleine) et son intervalle de confiance (enveloppe) d'une cohorte représentée par les 40 plus petits arbres pour chacune des quatre espèces (estimation par le modèle conjoint) et fonction de survie à l'échelle de la population (pointillés) estimée par un modèle de Cox séparé (extrait de Le Bec *et al.* in prep for The American Naturalist).

4) Simulations de la dynamique à Uppangala

Dynamique forestière d'Uppangala sur
le long terme

4.1. Introduction

Ce chapitre a pour objectif de présenter les résultats et conclusions majeures concernant la dynamique simulée du peuplement d'Uppangala présentés dans un article en cours de préparation (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology). Ce chapitre de la thèse a été principalement motivé par deux éléments. Premièrement, il a été constaté que des variables de peuplement telles que la surface terrière et la densité montraient des tendances d'évolution non-stationnaires durant la période d'observation (Figure 1.19). La surface terrière est notamment passée de 39.3 m².ha⁻¹ à 43.2 m².ha⁻¹ au cours de la période. Une telle augmentation suggère deux hypothèses. La première hypothèse suggère un effet de fertilisation dû à des changements du climat (p. e. augmentation du CO₂ atmosphérique), stimulant ainsi la croissance des arbres. Il pourrait aussi s'agir d'un phénomène de maturation du peuplement qui évoluerait vers un équilibre après une perturbation (p. e. un épisode de forte mortalité des arbres induite par un événement climatique ou anthropique). Des arguments tendent cependant à invalider ces deux hypothèses. D'une part, la croissance moyenne des arbres a eu tendance à diminuer durant la période, suggérant qu'une éventuelle fertilisation n'est pas le moteur de la tendance observée à l'échelle du peuplement. D'autre part, aucune trace de perturbation majeure, naturelle (cyclone, glissement de terrain) ou anthropique n'a été mise en évidence dans les documents officiels des services forestiers ou par l'observation de terrain. Dans le but de tester si la dynamique observée pouvait être associée à des processus de maturation du peuplement, nous avons adapté les équations des modèles de croissance et mortalité développés dans les chapitres précédents dans un simulateur de dynamique forestière (SELVA).

Par ailleurs, les simulations sont des outils intéressants pour évaluer les modèles. Nous avons donc simulé la dynamique du peuplement pour tester l'aptitude des modèles développés précédemment à reproduire la dynamique observée. Nous avons aussi testé l'effet de l'intégration ou non de la variabilité individuelle de la croissance et de la mortalité attribuée aux facteurs latents (c.-à-d. traduit par l'effet aléatoire individuel du modèle de croissance).

Certains résultats obtenus à partir de ce travail de simulation (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology) seront utilisés pour appuyer une communication orale dans un colloque international qui sera assurée par Cheryl Nath (chercheuse à l'Institut Français de Pondichéry).

Le Bec, J.Cornu, G., Courbaud, B., Le Moguédec G., Pélissier R., Simulations highlight the role of disturbance history and individual variability in shaping the transient dynamics of a tropical forest. *in prep for Journal of Tropical Ecology*.

Nath C., Ayyapan N., Bader J.L., **Le Bec J.**, Vega C., Péliissier R. Interactions between climate and ecological processes to explain why Uppangala wet evergreen forest (Western Ghats, India) is a carbon sink. Center for Tropical Forest Science Network (CTFSNET). "*Dynamics of Global Forests under a Changing Climate*". 15-19 December 2014. San Francisco, USA

4.2. Résultats principaux et discussion

Les modèles de croissance et de mortalité développés dans les parties précédentes ont été directement implémentés dans le simulateur SELVA. Ainsi, dans le simulateur, la croissance d'un arbre est déterminée, d'une part par des facteurs observés (espèce, taille de l'arbre, surface terrière locale, pente et exposition) et d'autre part par des facteurs latents (dont l'effet est représenté par l'effet aléatoire individuel du modèle de croissance (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One). La mortalité d'un arbre est déterminée par un risque de mortalité annuel de base multiplié par l'exponentielle d'une fonction de la surface terrière locale, de la taille de l'arbre, de la croissance prédite par les covariables du modèle de croissance et de l'effet individuel du modèle de croissance. Le recrutement a aussi été modélisé mais il s'agissait du processus le moins bien documenté à Uppangala. Nous avons donc décidé de représenter le recrutement par un modèle simple à l'échelle de la communauté. Ce modèle ne prend en compte que la surface terrière locale qui est apparue comme un facteur limitant le recrutement. L'ensemble des détails concernant la méthode originale utilisée et les hypothèses simplificatrices qui ont été posées sont présentées dans l'article associé à ce chapitre (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology).

Dans les modèles de croissance et de mortalité, le fait que l'effet individuel ait été centré (par définition), c.-à-d. de moyenne nulle à l'échelle de chaque population, a permis par la suite de pouvoir décider de le prendre en compte ou non dans les simulations, sans pour autant perturber le reste du modèle. Notons aussi que l'effet date du modèle de croissance (cf. discussion sur le lien avec les variables climatiques en supplément S1 de Le Bec *et al.* accepted in PLoS One) a permis de ne pas introduire de biais dans l'estimation des paramètres lors de l'ajustement du modèle en évitant la confusion entre la tendance climatique observée - notamment sur la température atmosphérique (Figure 1.17 B) - et les effets fixes du modèle. Toutefois, en raison de la courte fenêtre d'observation de l'influence du climat à Uppangala (Vicente-Serrano *et al.* 2010) et de l'incertitude concernant les prédictions climatiques (IPCC 2013), nous avons décidé de ne pas inclure d'effet climatique dans les simulations (ce qui n'a pas eu non plus d'influence

sur les autres paramètres car l'effet date était lui aussi centré).

Cette démarche nous a permis dans un premier temps de valider l'intérêt des modèles développés. Des simulations, conduites depuis la date d'initialisation du peuplement simulé (correspondant aux observations faites en 1994) jusqu'à la dernière observation disponible dans le jeu de données (2011), ont permis de comparer des variables de peuplement simulées avec celles observées (présentée en section 1.4.2). La Figure 4.1 montre que les valeurs simulées sont cohérentes avec les valeurs observées, ce qui confirme la validité des modèles que nous avons développés. Ce résultat montre aussi qu'il est possible de reproduire à court terme la dynamique de certaines caractéristiques de peuplement observées à Uppangala sans considérer l'effet du climat. Cela ne veut pas dire que le climat n'a aucune influence (il semble notamment en avoir une sur la croissance, discutée en annexe de Le Bec *et al.* accepted in PLoS One), mais cela montre que ses effets ne sont pas prépondérants par rapport aux autres processus ayant une influence sur la dynamique, au moins à l'échelle des 20 ans d'observation.

Des simulations conduites sur le long terme ont permis de mettre en évidence deux résultats intéressants. Premièrement, étant données les hypothèses posées par l'intermédiaire des modèles,

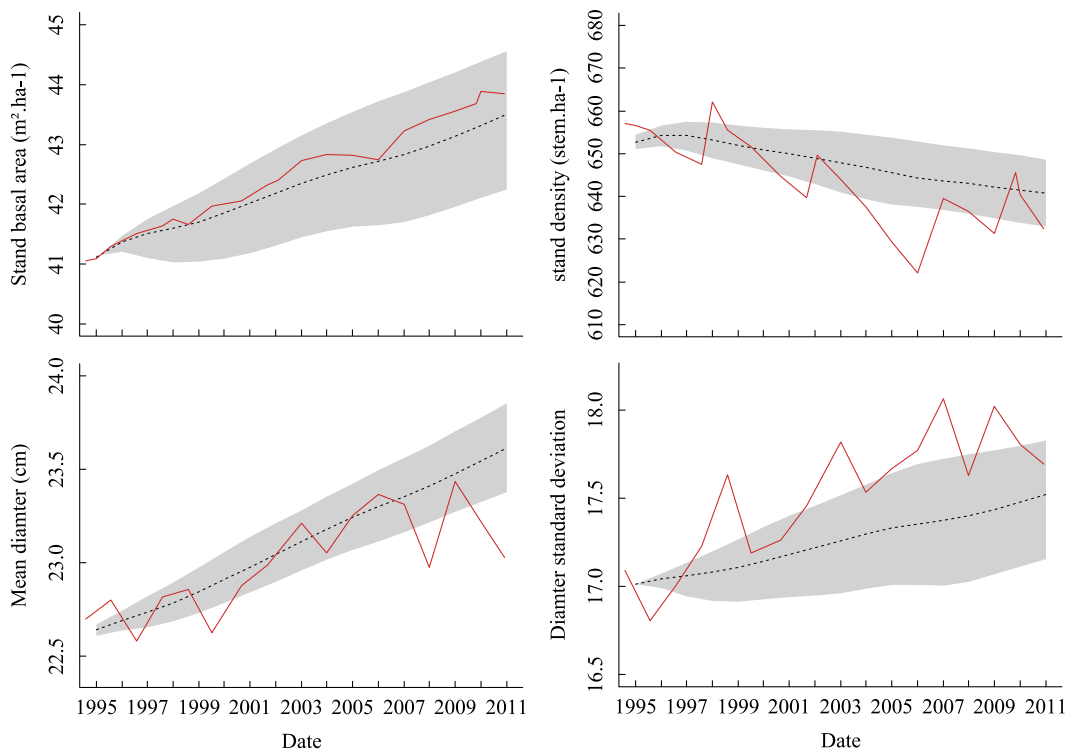


Figure 4.1 : Comparaison des valeurs simulées (les pointillés représentent la moyenne et les enveloppes représentent les intervalles de prédiction à 95%) avec les valeurs observées de quatre variables de peuplement (en rouge).

la dynamique simulée présente dans un premier temps une phase de dynamique de stabilisation et dans un second temps, une dynamique stable (Figure 4.2). La phase de stabilisation est caractérisée par une augmentation temporaire de la surface terrière jusqu'à un pic dont la valeur de $60\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$ paraît un peu élevée par rapport à ce qui a été rapporté dans d'autres forêts tropicales tout en restant réaliste (von Maltitz *et al.* 2003, rapportent une surface terrière de $60\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$ dans une forêt tropicale Sud-Africaine). La surface terrière simulée se stabilise aux alentours de $53\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$ après cette phase transitoire. Il s'agit encore une fois d'une valeur forte mais pas irréaliste. Bratawinata (2010) rapporte par exemple une surface terrière de $54\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$ dans une forêt de Dipterocarpaceae soumise à des perturbations en Indonésie. Ces valeurs et autres attributs décrivant le peuplement restent cependant des projections faites sous l'hypothèse que, dans un état qui n'est plus celui utilisé pour l'ajustement des modèles, les mécanismes en jeu sont les mêmes. Les prédictions faites, notamment sur le long terme restent donc associées à de fortes incertitudes. Ce type de simulation apparaît tout de même comme un outil puissant pour explorer des questions écologiques. Ces simulations ont par exemple mis en évidence que les hypothèses avancées sur le recrutement étaient trop simplistes et conduisaient à l'exclusion temporaire des espèces les plus rares.

Deuxièmement, nous avons mis en évidence que les dynamiques simulées avec ou sans effet individuel (c.-à-d. variabilité non expliquée par la compétition locale, la taille des arbres, la pente

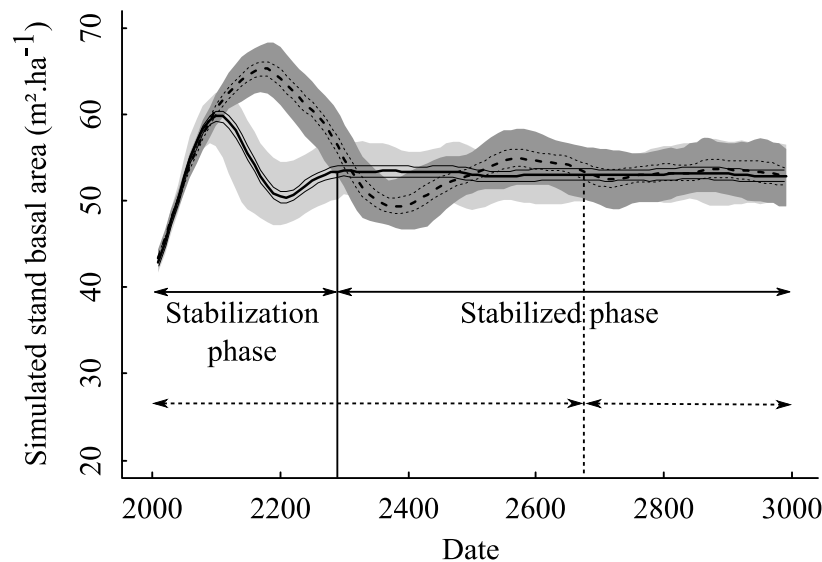


Figure 4.2 : Dynamique simulée de surface terrière (50 simulations représentées par les enveloppes de prédiction à 95%) sur 1000 ans avec prise en compte des effets individuels sur la croissance et la mortalité (ligne pleine, enveloppe gris clair) ou sans les considérer (lignes pointillées et enveloppe gris foncé). Les trois lignes de chaque scénario représentent la surface terrière moyenne et un intervalle de confiance à 95%. Extrait de Le Bec *et al.* (in prep for Journal of Ecology).

ou l'exposition) ont montré des phases de stabilisation significativement différentes (Figure 4.2). Quand les effets individuels sont inclus dans les modèles de croissance et de mortalité, la dynamique se stabilise plus de deux fois plus vite que lorsque ces effets ne sont pas pris en compte. Les équilibres atteints après ces phases de stabilisation sont en revanche similaires. Ce résultat montre donc que les variations interindividuelles en termes de croissance et de mortalité, même si elles ne sont pas expliquées par des facteurs observés, sont une composante très importante de la dynamique d'un peuplement. L'omission de ces effets peut par exemple conduire à de larges erreurs de prédiction de la biomasse à travers les simulations.

Enfin, dans le but d'évaluer si la dynamique observée à Uppangala et la dynamique simulée (phase de stabilisation et phase d'équilibre) pouvaient être le résultat de perturbations, nous avons simulé à partir de l'état d'équilibre prédit plusieurs scénarii de perturbation (variable en intensité et par rapport aux arbres concernés). Les modèles incluant des effets individuels non expliqués apparaissant plus réalistes, cette partie de l'étude explore l'influence de perturbations grâce aux modèles incluant les effets individuels. Les six scénarii de perturbations testés ont entraîné des phases de stabilisation montrant des caractéristiques différentes, notamment en termes de temps de retour à l'équilibre et de pic de surface terrière (Figure 4.3) mais aussi en termes de pic de recrutement et de taux d'accroissement de la surface terrière, une fois que le peuplement simulé a atteint une surface terrière similaire à celle observée en 1994 (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology). Le scénario ayant conduit aux caractéristiques simulées les plus proches de ce qui a été observé entre 1994 et 2011 correspondrait à un événement important de mortalité qui aurait concerné la moitié des arbres du peuplement (scénario S1, Figure 4.3). Il s'agit d'une

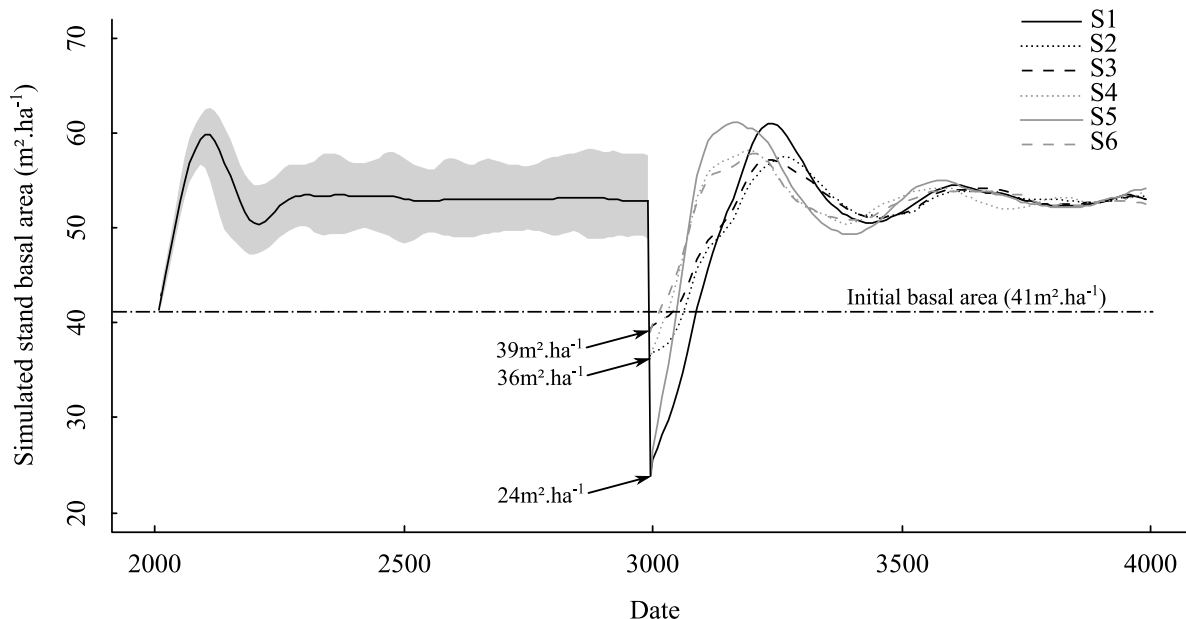


Figure 4.3 : Surface terrière simulée jusqu'à l'équilibre et après 6 scénarii de perturbation depuis l'état d'équilibre prédit (détails concernant les scénarii dans Le Bec *et al.*, in prep for Journal of Ecology).

estimation qui est incertaine mais tout de même réaliste puisque certains auteurs ont rapporté de tels évènements de mortalité accidentelle en forêt tropicale, notamment en réponse à de fortes sécheresses au Sri Lanka et à Bornéo (Werner 1988, Walsh 1996). Les simulations ont de plus permis d'estimer que si un tel scénario était responsable de la dynamique actuellement observée à Uppangala, il aurait eu lieu aux alentours des années 1900. Nous avons donc montré que des perturbations naturelles dans ce type de forêt sont susceptibles d'avoir des effets importants sur le long terme, soulignant ainsi la nécessité de ne pas négliger leur existence dans les études concernant d'autres aspects de la dynamique telle que l'influence du climat. Les séries climatiques disponibles (à partir de 1905), (Figure 1.17) n'ont néanmoins pas permis de mettre en évidence un tel évènement qui a donc pu être antérieur à 1905.

5) Discussion générale

L'objectif initial de ce travail de thèse était de mieux comprendre la dynamique du peuplement forestier d'Uppangala sur la base des données de suivi annuel de la croissance des arbres sur une période de plus de 20 ans. La dynamique d'une forêt résulte de trois processus démographiques : la croissance, la mortalité et le recrutement des arbres dont la variabilité peut être influencée par des phénomènes déterministes généralement progressifs et prédictibles (p. e. compétition, stade ontogénique) et des phénomènes plus ponctuels et moins prédictibles (p. e. chutes de branches provenant d'individus dominants, herbivorie, attaques de pathogènes). Une question centrale était de savoir en quoi les nombreuses espèces présentes sur le dispositif forestier d'Uppangala montraient des différences de stratégies écologiques susceptibles de favoriser leur coexistence. Les travaux présentés ici concernent principalement les processus de croissance et la mortalité dont la variabilité a été analysée afin de caractériser la diversité des stratégies écologiques. Certains résultats issus de développements méthodologiques, largement inspirés d'autres champs disciplinaires tels que l'écologie animale ou le domaine biomédical, ont permis de structurer plusieurs niveaux de la variabilité des processus démographiques et ainsi de préciser le rôle des variations interindividuelles de croissance et de la croissance inhérente à chaque espèce pour définir leurs stratégies écologiques. Ces résultats ont permis de mieux prédire le risque de mortalité individuel des arbres et de simuler la dynamique du peuplement d'Uppangala sur le long terme de manière plus réaliste que ce qui avait été réalisé jusqu'à présent en FTH.

5.1. Niveaux et sources de variabilité des processus démographiques

La Figure 5.1 illustre les différents niveaux de variabilité de la croissance que nous avons structurés par un modèle (chapitre 2, Le Bec *et al.* accepted in PLoS One). Les différences interindividuelles mises en évidence sur la croissance des arbres sont en partie le résultat de l'hétérogénéité des conditions de croissance (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One). Nous en avons expliqué une partie par la compétition, la taille des arbres et la topographie (Figure 5.1). De plus, il est vraisemblable qu'une autre part de cette variabilité soit le résultat de l'hétérogénéité de facteurs biotiques et abiotiques additionnels qui ne sont pas observés (p. e. propriétés du sol, cf. discussion en annexe S1 de Le Bec *et al.* accepted in PLoS One). Clark (2010) suggère d'ailleurs que ces facteurs latents constituent de nombreux axes impliqués dans la différenciation des niches écologiques des espèces d'arbres. Il est aussi probable qu'une part de la variabilité interindividuelle observée sur la croissance traduise des différences d'histoire de vie des arbres. Un arbre qui se serait par exemple trouvé dans des conditions défavorables (p. e. dominé dans le sous-bois) pendant de nombreuses années, pourrait ne pas avoir la capacité de réagir à une amélioration des conditions du milieu (p. e. ouverture de la canopée). La fenêtre courte d'observation dont nous disposons à Uppangala ne nous a pas permis d'identifier ce mécanisme

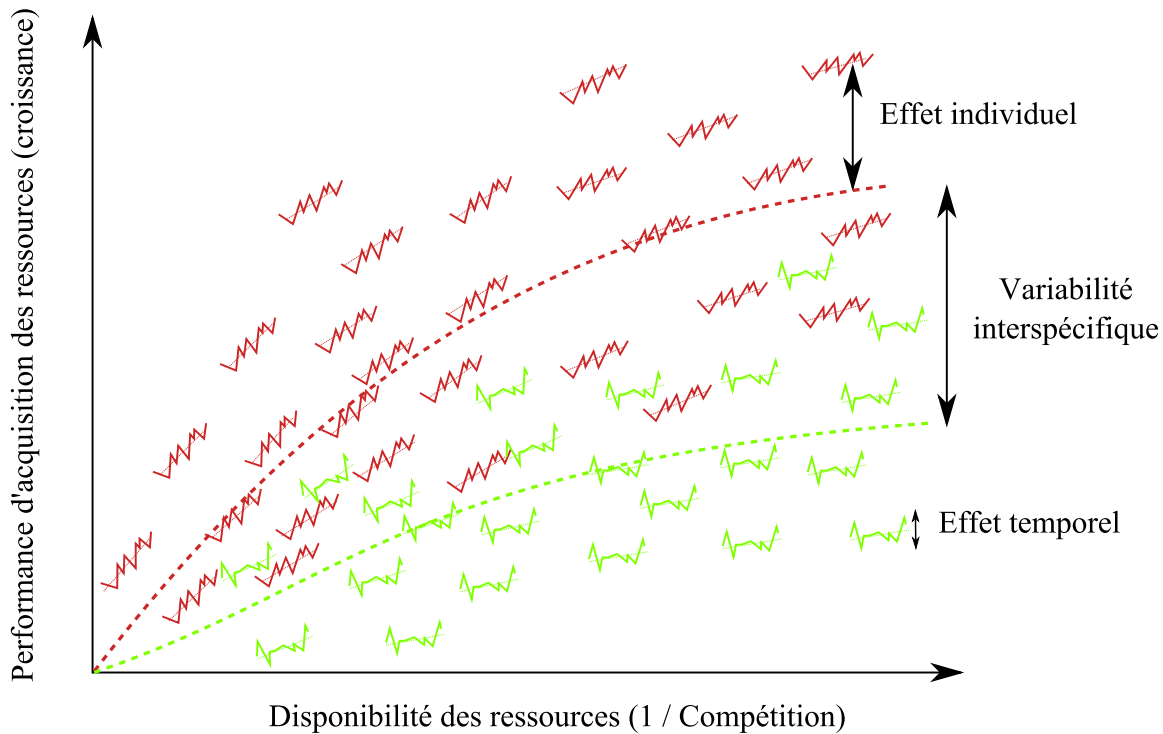


Figure 5.1 : Représentation schématisée des différents niveaux de variabilité structurés par le modèle de croissance. Deux espèces sont représentées (rouge et verte). Chaque petite trajectoire représente une fenêtre d'observations pour un individu (p. ex. croissance diamétrique mesurée sur 20 ans). Les lignes pointillées larges représentent la variabilité expliquée par la compétition observée. La différence entre ces deux lignes peut donc être interprétée comme de la variabilité interspécifique (prenant à la fois en compte la différence de croissance inhérente à chaque espèce et la différence de réponse à la compétition). L'effet individuel représente la déviation moyenne d'une trajectoire individuelle par rapport à la réponse de l'espèce. L'effet temporel représente les fluctuations de croissance synchrones entre individus pour chaque espèce. Un niveau supplémentaire de variabilité résiduelle n'est pas représenté ici.

mais il a par exemple été montré que des conditions de croissance difficiles et prolongées pouvaient entraîner l'apparition de structures anatomiques et architecturales particulières qui ne sont pas observées chez des individus qui n'auraient pas eu ce type d'histoire de vie (Nicolini *et al.* 2003). Enfin, il a été montré que les populations d'arbres sont en général caractérisées par une forte hétérogénéité génétique (Petit and Hampe 2006) qui est aussi vraisemblablement source de variabilité interindividuelle dans la croissance (Moran 1992). En effet, dans des conditions environnementales égales (c.-à-d. suivant tous les axes de niche de l'espèce), tous les génotypes d'une population ne sont vraisemblablement pas égaux en termes d'acquisition des ressources (c.-à-d. en termes de croissance). Il s'agit d'ailleurs du principe de base utilisé par les sylviculteurs qui sélectionnent des génotypes performants pour dynamiser leurs récoltes.

Le lien fort entre la croissance et le risque de mortalité à l'échelle de l'individu, mis en évidence dans le chapitre 3 (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology, in prep for The American

Naturalist), suggère que les quatre sources de variabilité interindividuelle de la croissance citées dans le paragraphe précédent sont aussi impliquées dans la variabilité du risque de mortalité entre individus. De même, certaines études suggèrent que les variations interindividuelles de croissance sont associées à des variations de la fécondité des individus (Zuidema *et al.* 2009, Clark 2010) que nous n'avons pas pu étudier ici par manque de données. La Figure 5.2 présente les relations qui ont été mises en évidence entre la croissance et la mortalité (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology) à l'échelle de l'individu.

5.2. Variabilité démographique et notion de niche écologique

Un résultat important de ce travail de thèse est la caractérisation du lien entre la croissance et la mortalité via un effet des différences interindividuelles de croissance. Les deux approches de modélisation mises en œuvre (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology, in prep for The American Naturalist) ont donné des résultats concordants : la performance relative des individus en termes de croissance se traduit par une mortalité plus forte des individus les moins performants.

Pour certaines espèces, cette hétérogénéité du risque de mortalité a même conduit à des processus marqués de sélection ontogénique des individus les plus performants à une échelle temporelle relativement courte (à l'échelle de l'ontogénie de l'espèce). Cette dérive de la composition de certaines populations reflète la sélection d'individus se développant dans des conditions plus favorables. Leurs meilleures croissance et survie traduisent la capacité de réponse plastique de l'espèce à l'hétérogénéité de l'environnement (Valladares *et al.* 2006). On s'attend d'ailleurs à ce

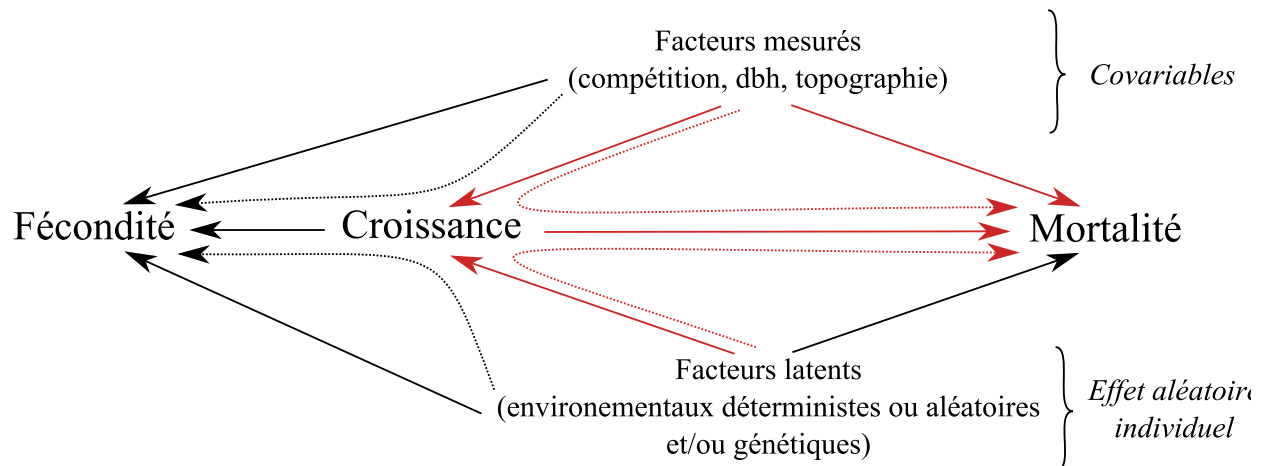


Figure 5.2 : Relations entre processus démographiques et variables explicatives à l'échelle de l'individu. Les relations mises en évidence dans cette étude sont en rouge, les relations attendues d'après la littérature sont en noir. Les relations en lignes pleines représentent les effets directs des variables, les lignes en pointillés représentent les effets indirects (détails dans Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology).

que de nombreuses dimensions de l'environnement (réserve utile et porosité du sol, richesse en nitrate, phosphore et autres nutriments, présence du bon cortège mycorhizien, etc.) aient une influence sur la croissance et donc sur la mortalité des arbres. Selon Clark (2010), ces variations interindividuelles, non expliquées par les quelques facteurs que l'on sait mesurer, et rendant parfois des espèces similaires en moyenne, traduisent la différenciation multidimensionnelle des niches de ces espèces, permettant leur coexistence.

Il est de plus probable qu'une part de la dérive des populations, provoquée par la sélection des individus les plus performants, soit aussi le résultat de la forte capacité de microévolution des populations d'arbres fréquemment documentée (Hubbell 2006, Petit and Hampe 2006, Clark 2010). En effet, une part de l'hétérogénéité du risque de mortalité impliquée dans cette dérive est vraisemblablement le résultat de différences interindividuelles d'origines génétiques (Petit and Hampe 2006). Dans des conditions données, certains génotypes auraient ainsi un avantage sélectif. Il est probable que ce phénomène de sélection soit d'ailleurs bien plus important que ce qui n'est apparu dans nos analyses, notamment avant que les arbres aient atteint le diamètre minimum de l'inventaire, soit un dbh de 10 cm. En effet, la mortalité des plantules est généralement extrêmement élevée (Petit and Hampe 2006), ce qui reflète une forte pression de sélection sur les juvéniles (Kobe 1999). Ces mécanismes font que les individus qui survivent sont adaptés aux conditions de vie qu'ils expérimentent. Cela n'empêche cependant pas le changement de ces conditions (p. e. fermeture de la canopée ou enlèvement) et peut alors conduire à la mort de l'individu s'il n'est pas assez plastique.

Vellend (2006) a cependant montré par une approche théorique qu'en fonction des cas de figures, le processus de sélection précédemment décrit pouvait entraîner des phénomènes de convergences fonctionnelles des espèces (c.-à-d. équivalence des espèces). Ce phénomène ne semble néanmoins pas réaliste en forêt tropicale où la diversité fonctionnelle est forte. De plus cette convergence phénotypique, et donc génétique selon Vellend (2006), est en contradiction avec la forte variabilité génétique généralement observée au sein des populations d'arbres. Il existe donc vraisemblablement des mécanismes qui permettent le maintien de cette diversité génétique. Clark *et al.* (2010) suggèrent l'existence d'un compromis entre performance du génotype en termes d'acquisition des ressources (c.-à-d. en termes de croissance) et fécondité. Ainsi, une faible performance en termes de croissance et de survie serait compensée par une plus forte fécondité. Cependant, il semblerait que cette hypothèse ne soit pas réaliste car la fécondité est un trait qui semble covarier positivement avec la croissance (Zuidema *et al.* 2009, Clark *et al.* 2010), ce qui permettrait d'ailleurs aux individus à forte croissance de contribuer de manière disproportionnée à la croissance de la population (résultat de simulation, Zuidema *et al.* 2009). Ce mécanisme peut conduire à une convergence fonctionnelle au sein de la population dans le cas où un seul génotype est systématiquement plus performant dans toutes les conditions rencontrées (c.-à-d. selon tous les axes de niche). Si, au contraire, les facteurs génétiques qui font qu'un génotype est relativement plus performant dans certaines conditions le défavorisent dans d'autres conditions, alors on peut s'attendre à ce que l'hétérogénéité génétique d'une population soit

maintenue. Même dans le cas où les conditions de niche sont homogènes localement (favorisant donc le génotype le plus adapté à ces conditions), il est fort probable qu'une forte diversité génétique soit tout de même maintenue en raison de la dispersion sur de longues distances de pollen pouvant provenir de génotypes adaptés à des conditions différentes.

A l'instar des compromis mis en évidence au niveau interspécifique comme mécanismes de coexistence des différentes espèces, il semblerait que des compromis à l'échelle individuelle permettent la coexistence de différents génotypes au sein d'une population. La coexistence d'un grand nombre de génotypes serait donc d'autant plus favorisée que des compromis existent suivant de nombreux axes (c.-à-d. des compromis multidimensionnels). Cette vision de la nature des variations démographiques interindividuelles revient en fait à considérer que chaque individu (ou génotype) a sa propre niche. Il s'agit d'ailleurs d'un mécanisme qui a déjà été proposé pour les animaux, notamment par Bolnick *et al.* (2003) en ce qui concerne les régimes alimentaires variables entre individus au sein de certaines espèces animales. Bolnick *et al.* (2003) suggèrent que de telles différences entre individus traduisent à la fois des différences de niches réalisées (la plasticité comportementale de certaines espèces permet à certains individus de s'adapter aux ressources disponibles) mais aussi de niches fondamentales entre individus (certains individus peuvent être spécialisés en raison de facteurs génétiques). Ces auteurs soulignent néanmoins la rareté des études qui considèrent ce phénomène, en particulier chez les plantes. La notion de niche individuelle reste donc un concept peu développé en écologie, mais apparaît pourtant dans notre étude comme un cadre potentiellement intéressant pour interpréter l'importance des différences démographiques entre individus.

La notion de niche écologique individuelle soulève de nombreuses questions. Notamment, est-ce que la largeur de niche d'une espèce résulte de la spécialisation génétique des individus ou de leur plasticité? Plusieurs cas de figures peuvent d'ailleurs donner la même largeur de niche spécifique. La Figure 5.3 présente deux exemples théoriques où la spécialisation individuelle est soit faible soit forte mais où la niche spécifique présente la même largeur et la même valeur moyenne. Dans ce type de situation, l'utilisation d'indices comme la largeur de niche individuelle (WIC) et la variation interindividuelle de niche (BIC) peut permettre de mettre en évidence des différences de stratégies écologiques entre espèces dont il serait intéressant d'évaluer les implications en termes de coexistence.

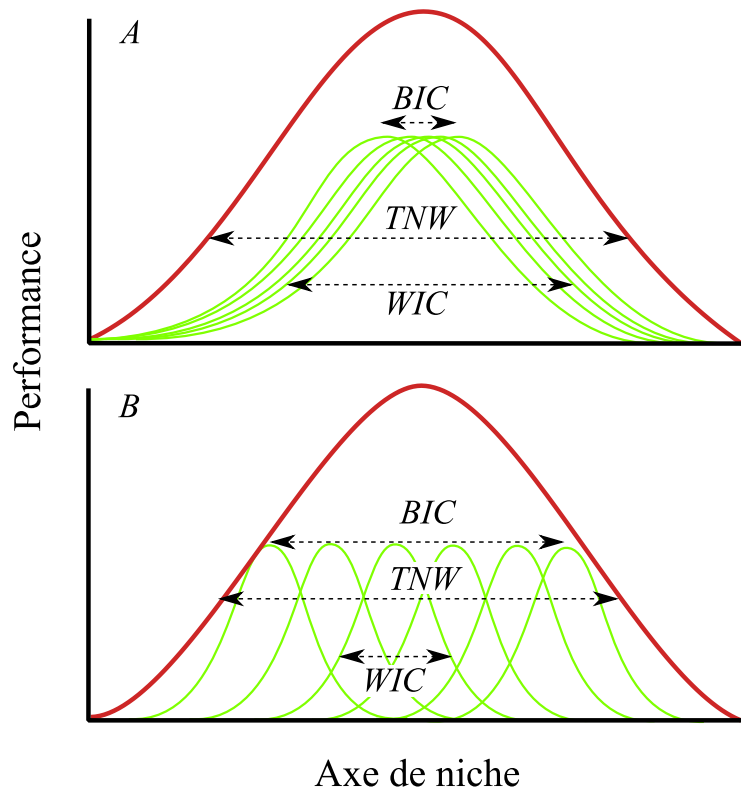


Figure 5.3 : Représentation schématique de la niche spécifique (courbes rouges) et de la niche des individus (courbes vertes). *TNW* représente la largeur de niche totale de l'espèce, *WIC* représente la largeur de niche individuelle et *BIC* représente la variation interindividuelle de niche. La situation A présente une espèce pour laquelle la diversité des niches individuelles est faible mais la plasticité individuelle est forte. La situation B présente une espèce pour laquelle la plasticité individuelle est plus faible mais les différences entre individus plus fortes. Figure adaptée de Bolnick et al. (2003).

5.3. Variabilité démographique et stratégies écologiques des espèces

Au cours de cette thèse, nous avons montré l'existence de fortes différences entre espèces en termes de variabilité interindividuelle de la croissance (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One) et de risque de mortalité (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology) à Uppangala. Nous avons en partie attribué cette variabilité à des facteurs mesurés de l'environnement et en partie à des facteurs latents sans pouvoir distinguer les facteurs environnementaux ou génétiques. Il est donc difficile de discuter directement la part de spécialisation génétique et la part de plasticité des individus comme composantes de la variabilité intraspécifique totale de chaque espèce. A cela s'ajoute une part d'aléa pouvant interagir avec les deux composantes précédentes. Nous avons cependant montré que la part expliquée par les facteurs observés et latents était variable entre les espèces à Uppangala. Cela montre que la plasticité démographique des individus en réponse aux facteurs environnementaux mesurés est variable entre espèces (p. e. la sensibilité à la compétition). Cela suggère de plus que la part de variabilité génétique est elle aussi susceptible d'être variable d'une espèce à l'autre.

Un autre résultat important de ce travail a été de montrer que le degré de tolérance à l'ombre des espèces n'est pas déterminé par leur croissance inhérente, contrairement à ce qui est généralement postulé. La confusion entre l'aspect quantitatif et l'aspect qualitatif des variations

de croissance a donc vraisemblablement conduit à de mauvaises interprétations des stratégies de croissance des espèces. Ces deux aspects caractérisant la variabilité du processus de croissance sont la conséquence d'un ensemble de valeurs de traits fonctionnels qui, incontestablement, diffèrent en moyenne entre espèces, favorisant l'hypothèse des niches écologiques des espèces. Il semble donc clair que, même si la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels ou des processus démographiques qui en résulte peut être forte (Clark *et al.* 2011, Violle *et al.* 2012), il existe des fortes différences entre espèces. Clark *et al.* (2007, 2011) considèrent d'ailleurs que la variabilité intraspécifique des processus démographiques est le résultat de différences de niches entre espèces selon un grand nombre de dimensions, rendant presque impossible d'expliquer ces différences. Ce constat est donc en désaccord avec la théorie neutre de Hubbell (2001) qui considère les espèces comme équivalentes.

La notion de diversité spécifique caractérisant les FTH est bien entendue fondée sur la diversité des espèces rencontrées. Néanmoins on peut se poser la question de la pertinence du groupement des individus en espèces pour expliquer la diversité observée. Violle *et al.* (2012) suggèrent d'ailleurs que les théories en écologies des communautés devraient être fondées sur l'échelle individuelle correspondant à l'échelle des processus. Il semble que la dynamique d'une population résulte de compromis entre des performances le long de multiples axes de niches au niveau des individus (des génotypes). De manière générale, on peut aussi considérer que la dynamique de la communauté résulte de ces mêmes compromis de performance. Clark (2010) souligne d'ailleurs qu'il est peu probable qu'un individu reconnaisse l'identité de ses compétiteurs. Dans ce cas, la notion d'espèce peut alors être simplement considérée comme une caractéristique génétique parmi d'autres, contraignant les possibilités de recombinaisons de génotypes. Le principe de limitation de similarité (p. e. Parmentier *et al.* 2014) poussant les espèces à se spécialiser, peut alors être vu comme une propriété émergente de ce type de contrainte, résultant de la compétition entre individus d'espèces, chacune caractérisée par une gamme de génotypes suffisamment proches pour être inter-fertiles.

Cette conception de la place de l'individu dans la communauté ne remet pas en question la théorie des niches écologiques, au contraire, elle la développe à une échelle qui n'est pas celle habituellement considérée. De manière synthétique, la niche individuelle peut être considérée comme une réalisation de la niche spécifique qui est donc associée à une certaine variabilité. Il serait intéressant de tester l'influence de ce degré de variabilité comme mécanisme permettant la coexistence de nombreuses espèces, notamment en ce qui concerne le maintien des espèces rares dans une communauté. Enfin, la variabilité des niches individuelles est ce qui confère le caractère adaptatif des espèces face à des changements de leur environnement (c.-à-d. modification locale de facteurs environnementaux ou migration vers un autre site). Dans le contexte actuel de changements rapides du climat, il serait donc intéressant d'évaluer cette capacité d'adaptation sur des cas concrets, notamment à Uppangala.

5.4. Dynamique du peuplement forestier d'Uppangala

Les travaux de modélisation précédemment discutés d'un point de vue théorique nous ont permis de simuler la dynamique de manière plus réaliste que ce qui n'est habituellement fait en FTH. En effet, la majorité des approches de modélisation individus-centrées en FTH sont restées concentrées sur la variabilité des processus démographiques expliquée par un nombre limité de covariables (p. e. Huth and Ditzer 2000). Quelques études ont pris en compte des variations interindividuelles non expliquées, notamment en termes de croissance, mais systématiquement avec une structuration de la variabilité moins fine que ce que nous proposons (en groupant par exemple les espèces, p. e. Gourlet-Fleury 1997). De plus, l'approche de modélisation en deux étapes de la mortalité utilisée pour calibrer le sous modèle de mortalité du simulateur, n'a à notre connaissance, jamais été mise en œuvre dans ce contexte. Une originalité supplémentaire de notre approche est d'avoir utilisé un effet aléatoire date lors de l'ajustement du modèle de croissance (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One). Cet effet date, même s'il n'a pas été pris en compte dans les simulations (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology), nous a permis d'éviter toute confusion entre d'éventuels effets d'une tendance climatique (discutés en annexe S2 de Le Bec *et al.* accepted in PLoS One) et la tendance observée à la hausse de la surface terrière du peuplement (c.-à-d. hausse de la compétition moyenne). Ainsi, des simulations conduites sur le court terme ont permis de reproduire l'évolution de certaines caractéristiques dendrométriques du peuplement au cours de la période 1994 - 2011. Cette cohérence entre les prédictions des modèles et les observations tend donc à valider la pertinence des modèles utilisés (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology). Les simulations de dynamiques sur le long terme ont quant à elles souligné l'influence de la prise en compte des effets individuels sur la croissance et la mortalité (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology). En effet, il semble que ces variations interindividuelles contribuent à stabiliser la dynamique beaucoup plus rapidement en cas de perturbation. Enfin, cette étude a permis d'apporter des éléments soutenant l'hypothèse présumant que, malgré une tendance nette de certaines variables climatiques (notamment la température atmosphérique), et l'influence de ces variables sur la croissance des arbres, la dynamique observée pourrait être le résultat d'une perturbation majeure du peuplement environ un siècle plus tôt.

La majorité des résultats mis en évidence au cours de ce travail de thèse ont ainsi permis de mieux comprendre la dynamique de certaines populations (Le Bec *et al.* in prep for The American Naturalist) et plus généralement de la communauté (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology, in prep for Journal of Ecology, accepted in PLoS One) à Uppangala. Certains de ces résultats (notamment en ce qui concerne les méthodologies) ont néanmoins une portée plus large et pourraient être utilisés pour mieux comprendre la dynamique d'autres forêts hétérogènes (tropicales ou tempérées). Ces travaux ont finalement aussi soulevé l'existence de limitations techniques dans la disponibilité des outils méthodologiques et l'existence de données adéquates.

5.5. Limites et perspectives de l'approche

D'un point de vue technique, nous avons mis en évidence l'intérêt d'une approche conjointe de modélisation de la croissance et de la mortalité des arbres, sans néanmoins pouvoir l'étendre à toutes les espèces de la communauté en raison de limitations des librairies statistiques utilisées (notamment la librairie JM, Rizopoulos 2010). De même, l'approche conjointe ne nous a pas permis de prendre en compte à la fois des effets individuels et des effets temporels dans le modèle de croissance alors que nous avions précédemment mis en évidence l'importance de tels effets temporels. En se basant sur nos résultats de modélisation séparée de la croissance et de la mortalité à l'échelle de la communauté ou de modélisation conjointe à l'échelle de quelques populations, il serait intéressant de pouvoir modéliser conjointement ces deux processus à l'échelle de la communauté (c.-à-d. avec des effets aléatoires espèces), en intégrant un effet temporel propre à chaque espèce (c.-à-d. un effet aléatoire croisé), tout en utilisant la décomposition de la croissance modélisée (comme mise en évidence dans Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology) comme variable explicative du modèle de survie. Il serait aussi intéressant d'intégrer une variante du modèle de Cox pour prendre en compte plusieurs types de mortalité (c.-à-d. un "modèle à risques compétitifs") afin de retranscrire plus fidèlement les mortalités "sur pied" et "accidentelles", moins reliées à la croissance de l'individu (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology). L'utilisation d'un tel modèle conjoint permettrait de réduire les biais d'estimation des paramètres utilisés dans les simulations et conduirait ainsi à des études plus réalistes concernant notamment la sénescence ou l'espérance de vie des arbres en FTH qui restent actuellement des questions de recherche manquant de méthodologies fiables, et qui, à la lumière de nos interprétations (Le Bec *et al.* in prep for The American Naturalist), ont vraisemblablement fournis des résultats biaisés jusqu'à présent.

Afin de mieux représenter la dynamique d'Uppangala il serait aussi pertinent de modéliser de manière plus réaliste la variabilité du recrutement. Nous avons en effet mis en évidence qu'un nombre important d'espèces rares se retrouvaient exclues de la communauté dans les simulations (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Tropical Ecology). Ce constat montre que les hypothèses que nous avons faites (notamment un recrutement proportionnel à la densité d'adultes conspécifiques et l'absence d'immigration depuis une métacommunauté) ne sont pas suffisamment réalistes et demandent à être approfondies. Il a notamment été montré que la variabilité de la régénération pouvait en partie être expliquée par certains traits fonctionnels des espèces (Laurans *et al.* 2012).

Bien qu'il soit impossible d'évaluer directement plusieurs niveaux de variabilité de ce processus démographique (la notion de variabilité interindividuelle est notamment inadaptée), il serait en revanche possible d'évaluer la fécondité aux différents niveaux de variabilité décrits en Figure 5.1. Ainsi, afin de tester des hypothèses émises dans la section précédente et afin de mieux représenter la dynamique d'Uppangala, il serait pertinent d'évaluer la variabilité interindividuelle de ce dernier processus démographique (comme ce qui est par exemple proposé par Zuidema *et al.* 2009). Le manque de données concernant le recrutement a fortement limité ce travail de thèse

en ce qui concerne l'étude directe de la coexistence des espèces à travers les simulations sur le long terme. Cet aspect nécessiterait une grande quantité de données pour compléter des travaux qui avaient été initiés peu après l'installation du dispositif.

Une conclusion émergente du modèle conceptuel de niche individuelle, présenté dans la section précédente, est que l'hétérogénéité génétique au sein des populations pourrait avoir une influence forte sur la définition des niches des espèces et donc sur leur coexistence. Ainsi, dans un premier temps, il serait nécessaire d'effectuer une revue approfondie des travaux de génétique des populations d'arbres en forêts tropicales afin d'évaluer la pertinence du modèle de niche individuelle pour expliquer les dynamiques observées. En effet, une littérature extensive est disponible sur ce sujet (p. e. la revue de Alvarez-Buylla *et al.* 1996). Dans un second temps, il serait intéressant de caractériser le degré d'hétérogénéité génétique au sein des populations observées à Uppangala pour comprendre les stratégies de coexistence de ces espèces. Un aspect essentiel de ce type de travail serait notamment d'identifier les mécanismes permettant aux espèces rares de se maintenir dans la communauté et ainsi évaluer l'importance des processus écologiques (liés notamment à l'action de pathogènes, Freckleton and Lewis 2006) et des processus évolutifs (liés à la structure génétique de ces populations, Gitzendanner and Soltis 2000). Il serait par exemple intéressant de savoir si ces espèces sont rares car très spécialisées pour des conditions de milieu, rares elles aussi, et si cette spécialisation est plutôt le résultat d'une faible hétérogénéité génétique ou d'une faible plasticité des individus. Une telle étude nécessiterait un échantillonnage à une échelle plus large que les parcelles du dispositif pour mieux apprécier l'hétérogénéité génétique (potentiellement fortement réduite à l'échelle locale) des espèces constituant les populations observées à Uppangala.

Enfin, nous avons mis en évidence que le climat avait une influence sur la croissance des arbres en interprétant l'effet aléatoire date du modèle de croissance. Dans le contexte actuel, il serait intéressant d'approfondir cet aspect de notre étude. En effet, si nous avons pu montrer que la dynamique actuelle pouvait être simulée de manière relativement réaliste sans prendre en compte d'effet climatique, il est tout de même vraisemblable que le climat ait une influence forte sur cette dynamique (via des perturbations et des différences plus subtiles sur les tendances observées) et que cet effet s'accroisse dans les années à venir. Des analyses de la variabilité des conditions édaphiques sur le dispositif pourraient alors être d'une aide précieuse car il s'agit vraisemblablement de facteurs qui interagissent avec les facteurs climatiques pour expliquer la variabilité des processus démographiques.

Conclusion

Certains aspects de cette thèse ont été largement inspirés de travaux réalisés dans d'autres disciplines. Il existe bien souvent des similitudes fortes entre des questions de recherche dont le sujet d'étude est pourtant très différent. L'étude du SIDA et de la survie des arbres semblent par exemple à première vue totalement déconnectées mais dans les deux cas il s'agit bien de prédire un évènement à partir de l'observation répétée d'un marqueur. Des méthodes développées pour l'étude de maladies humaines nous ont ainsi permis de mieux comprendre le lien entre la croissance et la mortalité des arbres. Il est d'ailleurs aussi ressorti de ces analyses que les différences entre individus jouaient un rôle important dans les dynamiques observées. Ce résultat, qui commence tout juste à être rediscuté en écologie végétale, constitue pourtant un sujet d'étude central en écologie animale depuis longtemps. Des travaux menés en écologie animale nous ont ainsi aidé à comprendre la place des variations interindividuelles dans la dynamique de certaines populations d'arbres et de la communauté d'Uppangala.

Les différents travaux réalisés au cours de cette thèse illustrent donc bien l'importance de ne pas s'arrêter aux frontières disciplinaires établies historiquement de façon parfois arbitraire.

Références

- Adler, P. B., S. P. Ellner, and J. M. Levine. 2010. Coexistence of perennial plants: an embarrassment of niches. *Ecology Letters* 13:1019–1029.
- Agrawal, A. A., D. D. Ackerly, F. Adler, E. A. Arnold, C. Càceres, D. F. Doack, E. Post, P. J. Hudson, J. Maron, K. A. Mooney, M. Power, D. Shemske, J. Stachowicz, S. Strauss, M. G. Turner, and E. Werner. 2007. Filling Key Gaps in Population and Community Ecology. Page 12. University of Montana.
- Alder, D., F. Oavika, M. Sanchez, J. Silva, P. van der Hout, and H. L. Wright. 2002. A comparison of species growth rates from four moist forest regions using increment-size ordination. *International Forestry Review* 4:196–206.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. (Ted) Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J.-H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, and N. Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660–684.
- Allisson, P. D. 1995. Survival Analysis Using the SAS system SAS Institute. Carry, NC.
- Alvarez-Buylla, E. R., R. Garcia-Barrios, C. Lara-Moreno, and M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 387–421.
- Antón Fernández, C. 2008. Towards greater accuracy in individual-tree mortality regression. Doctoral dissertation, Michigan Technological University, Houghton, Michigan.
- ASTER GDEM Validation Team. 2011. ASTER Global Digital Elevation Model Version 2 - Summary of validation results. Page 26. METI & NASA.
- Atkin, O. K., M. Schortemeyer, N. McFarlane, and J. R. Evans. 1998. Variation in the components of relative growth rate in 10 *Acacia* species from contrasting environments. *Plant, Cell & Environment* 21:1007–1017.
- Aubry-Kientz, M., B. Hérault, C. Ayotte-Trépanier, C. Baraloto, and V. Rossi. 2013. Toward Trait-Based Mortality Models for Tropical Forests. *PLoS ONE* 8:e63678.
- Barczi, J.-F., H. Rey, Y. Caraglio, P. de Reffye, D. Barthelemy, Q. X. Dong, and T. Fourcaud. 2008. AmapSim: A Structural Whole-plant Simulator Based on Botanical Knowledge and Designed to Host External Functional Models. *Annals of Botany* 101:1125–1138.
- Bates, D., M. Maechler, and B. Bolker. 2013. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999999-2. <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>.
- Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, and F. Courchamp. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters* 15:365–377.

- Berkson, J., and R. P. Gage. 1950. Calculation of survival rates for cancer. *Proceedings of the Staff Meetings. Mayo Clinic* 25:270–286.
- Bigler, C., and H. Bugmann. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* 33:210–221.
- Bloor, J. M. G., and P. J. Grubb. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* 91:77–85.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26:183–192.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey, and M. L. Forister. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist* 161:1–28.
- Boscolo, M., and J. Buongiorno. 1997. Managing a tropical rainforest for timber, carbon storage and tree diversity. *Commonwealth Forestry Review* 76:246–454.
- Bowman, D. M. J. S., R. J. W. Brien, E. Gloor, O. L. Phillips, and L. D. Prior. 2012. Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trends in Plant Science*.
- Bragg, D. C., D. W. Roberts, and T. R. Crow. 2004. A hierarchical approach for simulating northern forest dynamics. *Ecological modelling* 173:31–94.
- Bratawinata, A. A. 2010. Forest Structure, Floristic Composition and Dominance of Species of Lowland, Hilly and Swamp Tropical Rain Forests in East Kalimantan, Indonesia. Faculty of Forestry, Mulawarman University, Indonesia.
- Breslow, N. E. 1972. Contribution to the discussion of the paper by DR Cox. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 34:216–217.
- Brien, R. J. W., P. A. Zuidema, and H. J. During. 2006. Autocorrelated growth of tropical forest trees: Unraveling patterns and quantifying consequences. *Forest Ecology and Management* 237:179–190.
- Bugmann, H., and C. Bigler. 2011. Will the CO₂ fertilization effect in forests be offset by reduced tree longevity? *Oecologia* 165:533–544.
- Burley, J. 2002. La diversité biologique forestière: tour d’horizon. *Unasylva* 53:3–10.
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J.-Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist* 159:96–105.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Cernusak, L. A., K. Winter, J. W. Dalling, J. A. M. Holtum, C. Jaramillo, C. Körner, A. D. B. Leakey, R. J. Norby, B. Poulter, B. L. Turner, and S. J. Wright. 2013. Tropical forest

- responses to increasing atmospheric CO₂: current knowledge and opportunities for future research. *Functional Plant Biology* 40:531–551.
- Chao, K.-J., O. L. Phillips, E. Gloor, A. Monteagudo, A. Torres-Lezama, and R. V. Martínez. 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96:281–292.
- Cherubini, P., G. Fontana, D. Rigling, M. Dobberty, P. Brang, and J. L. Innes. 2002. Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of ecology* 90:839–850.
- Chesson, P. 1991. A need for niche? *Trends in Ecology & Evolution* 6:26–28.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 343–366.
- Choi, J., C. G. Lorimer, J. Vanderwerker, W. G. Cole, and G. L. Martin. 2001. A crown model for simulating long-term stand and gap dynamics in northern hardwood forests. *Forest ecology and management* 152:235–258.
- Clark, D. A., and D. B. Clark. 1994. Climate-induced annual variability in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of ecology* 82:865–872.
- Clark, D. D., and D. A. Clark. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 80:235–244.
- Clark, J. 2010. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* 327:1129–1132.
- Clark, J. S., D. Bell, C. Chu, B. Courbaud, M. Dietze, M. Hersh, J. HilleRisLambers, I. Ibáñez, S. LaDeau, S. McMahon, J. Metcalf, J. Mohan, E. Moran, L. Pangle, S. Pearson, C. Salk, Z. Shen, D. Valle, and P. Wyckoff. 2010. High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecological Monographs* 80:569–608.
- Clark, J. S., D. M. Bell, M. H. Hersh, M. C. Kwit, E. Moran, C. Salk, A. Stine, D. Valle, and K. Zhu. 2011. Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity: Individual-scale variation, species-scale differences. *Ecology Letters* 14:1273–1287.
- Clark, J. S., M. Dietze, S. Chakraborty, P. K. Agarwal, I. Ibanez, S. LaDeau, and M. Wolosin. 2007. Resolving the biodiversity paradox. *Ecology Letters* 10:647–659.
- Clark, J. S., S. R. Carpenter, M. Barber, S. Collins, A. Dobson, J. A. Foley, D. M. Lodge, M. Pascual, R. Pielke Jr., W. Pizer, C. Pringle, W. V. Reid, K. A. Rose, O. Sala, W. H. Schlesinger, D. H. Wall, and D. Wear. 2001. Ecological Forecasts: An Emerging Imperative. *Science* 293:657–660.
- Clarke, H. L. 1894. The Meaning of Tree-Life. *The American Naturalist* XXVIII:465–472.
- Clément, F. E. 1916. Plant succession. *Carnegie Inst. Wash. Pztbl* 242.

- Condit, R. 2006. The Importance of Demographic Niches to Tree Diversity. *Science* 313:98–101.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations* 298:312.
- Costanza, R., R. d' Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton, and M. van den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253–260.
- Courbaud, B., G. Vieilledent, and G. Kunstler. 2012. Intra-specific variability and the competition–colonisation trade-off: coexistence, abundance and stability patterns. *Theoretical Ecology* 5:61–71.
- Cox, D. R. 1972. Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society* 34:187–220.
- Curtis, P. S., and X. Wang. 1998. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113:299–313.
- Dalling, J. W., and S. P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90:557–568.
- De Toledo, J. J., W. E. Magnusson, C. V. Castilho, and H. E. M. Nascimento. 2011. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology and Management* 262:331–338.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and species diversity. *Annual review of ecology and systematics* 18:431–451.
- Dent, D. H., and D. F. R. P. Burslem. 2009. Performance Trade-offs Driven by Morphological Plasticity Contribute to Habitat Specialization of Bornean Tree Species. *Biotropica* 41:424–434.
- Dufour-Kowalski, S., B. Courbaud, P. Dreyfus, C. Meredieu, and F. de Coligny. 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of forest science* 69:221–223.
- Durand, M. 1997. Architecture and growth strategy of two evergreen species of the Western Ghats (South India). *Knema attenuata* (Myristicaceae) and *Vateria indica* (Dipterocarpaceae). *Pondy Papers in Ecology* 3:1–43.
- Elegbede, F. 2011. Développement de méthodes statistiques pour la modélisation des maladies d'origine tellurique en milieu naturel - Application Au Cas Du Dépérissement Des Aulnes Glutineux Dû À *Phytophthora Alni*. Doctoral dissertation, Agroparistech, Nancy.
- Elouard, C., R. Péliissier, J.-P. Pascal, M. Durand, S. Aravajy, M.-A. Moravie, C. Gimaret-Charpentier, and B. R. Ramesh. 1997. Monitoring the structure and dynamics of a dense moist. *Tropical Ecology* 38:193–214.

- Faucett, C. L., and D. C. Thomas. 1996. Simultaneously modelling censored survival data and repeatedly measured covariates: a Gibbs sampling approach. *Statistics in Medicine* 15:1663–1685.
- Fox, J. C., P. K. Ades, and H. Bi. 2001. Stochastic structure and individual-tree growth models. *Forest Ecology and Management* 154:261–276.
- Franklin, J. F., H. H. Shugart, and M. E. Harmon. 1987. Tree Death as an Ecological Process. *BioScience* 37:550–556.
- Freckleton, R. P., and O. T. Lewis. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2909–2916.
- Fu, P., and P. M. Rich. 2002. A geometric solar radiation model with applications in agriculture and forestry. *Computers and electronics in agriculture* 37:25–35.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. The Williams and Wilkins Company, Baltimore.
- Getzin, S., T. Wiegand, and S. P. Hubbell. 2014. Stochastically driven adult-recruit associations of tree species on Barro Colorado Island. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:1–8.
- Gillner, S., N. Rüger, A. Roloff, and U. Berger. 2013. Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* 302:372–378.
- Gitzendanner, M. A., and P. S. Soltis. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany* 87:783–792.
- Gourlet-Fleury, S. 1997. *Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide*. Doctoral dissertation, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Gourlet-Fleury, S., G. Cornu, S. Jesel, H. Dessard, J. G. Jourget, L. Blanc, and N. Picard. 2005. Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: a case study from French Guiana. *Forest ecology and management* 209:69–85.
- Haeckel, E. H. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie von Ernst Haeckel: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entstehenden Formen der Organismen, begründet durch die Descendenz-Theorie*. Verlag von Georg Reimer.
- Harris, I., P. D. Jones, T. J. Osborn, and D. H. Lister. 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations - the CRU TS3.10 Dataset: updated high-resolution grids of monthly climatic observations. *International Journal of Climatology* 34:623–642.

- Héroult, B., B. Bachelot, L. Poorter, V. Rossi, F. Bongers, J. Chave, C. Paine, F. Wagner, and C. Baraloto. 2011. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology* 99:1431–1440.
- Holt, R. D., and M. Barfield. 2003. Impacts of temporal variation on apparent competition and coexistence in open ecosystems. *Oikos* 101:49–58.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87:1387–1398.
- Hubbell, S. P., R. B. Foster, S. O'Brien, K. E. Harms, R. Condit, S. J. Wright, B. Wechsler, and S. Loo de Lao. 1999. Light-Gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554–557.
- Hurst, J. M., R. B. Allen, D. A. Coomes, and R. P. Duncan. 2011. Size-Specific Tree Mortality Varies with Neighbourhood Crowding and Disturbance in a Montane *Nothofagus* Forest. *PLoS ONE* 6:e26670.
- Hutchinson, G. E. 1957. Cold Spring Harbor symposium on quantitative biology. Pages 415–427 Concluding remarks.
- Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist* 95:137–145.
- Huth, A., and T. Ditzer. 2000. Simulation of the growth of a lowland Dipterocarp rain forest with FORMIX3. *Ecological Modelling* 134:1–25.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The physical science basis*. Intergovernmental panel on climate change, Stockholm.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501–528.
- Joseph Wright, S. 2013. The carbon sink in intact tropical forests. *Global Change Biology* 19:337–339.
- Kalbfleisch, J. D., and R. L. Prentice. 2002. *The statistical analysis of failure time data*. J. Wiley, Hoboken, N.J.
- Kaufmann, M. R. 1996. To live fast or not: growth, vigor and longevity of old-growth ponderosa pine and lodgepole pine trees. *Tree Physiology* 16:139–144.
- Kirkpatrick, M. 1984. Demographic models based on size, not age, for organisms with indeterminate growth. *Ecology* 65:1974–1884.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419–428.
- Kobe, R. K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80:187–201.

- Korner, C. 2004. Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359:493–498.
- Kyereh, B., M. D. Swaine, and J. D. Thompson. 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology* 87:772–783.
- Laurans, M., O. Martin, E. Nicolini, and G. Vincent. 2012. Functional traits and their plasticity predict tropical trees regeneration niche even among species with intermediate light requirements. *Journal of Ecology* 100:1440–1452.
- Le Bec, J., B. Courbaud, G. Le Moguédec, and R. Pélissier. *in press*. Characterizing tropical tree species growth strategies: learning from inter-individual variability and scale invariance. *PLoS One*.
- Le Bec, J., B. Courbaud, G. Le Moguédec, and R. Pélissier. Tree growth variability structure explains mortality patterns in a tropical forest. *in prep for Journal of Ecology*.
- Le Bec, J., B. Courbaud, G. Le Moguédec, and R. Pélissier. Joint modeling of tree growth and mortality accounts for variable ontogenetic selection in heterogeneous tropical tree populations. *in prep for The American Naturalist*.
- Le Bec, J., G. Cornu, B. Courbaud, G. Le Moguédec, and R. Pélissier. Simulations highlight the role of disturbance history and individual variability in shaping the transient dynamics of a tropical forest. *in prep for Journal of Tropical Ecology*.
- Leigh Jr, E. G., P. Davidar, C. W. Dick, J. Terborgh, J. P. Puyravaud, H. Steege, and S. J. Wright. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36:447–473.
- Lewis, S. L., O. L. Phillips, and T. R. Baker. 2006. Impact of global atmospheric change on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 21:173–174.
- Loffeier, M. E. 1988. Reconstitution after selective felling in an evergreen forest of Coorg (India). I. Methods and preliminary results of floristics and structures. *Acta oecologia, Oecologia generalis* 9:69–87.
- Lugo, A. E., and F. N. Scatena. 1996. Background and Catastrophic Tree Mortality in Tropical Moist, Wet and Rain forests. *Biotropica* 28:585–599.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography: monographs in population biology. Princeton University Press.
- MacArthur, R. H., and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377–385.
- Madelaine-Antin, C. 2009. Dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes: variabilité inter et intraspécifique de la croissance des arbres et trajectoires de développement en forêt dense humide sempervirente, dans les Ghâts occidentaux de l’Inde. Doctoral dissertation, Université de Montpellier II, Montpellier.

- Malhi, Y., and O. L. Phillips. 2004. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359:549–555.
- Martínez-Ramos, M., and E. R. Alvarez-Buylla. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science* 3:400–405.
- May, R. 1999. Unanswered questions in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 354:1951–1959.
- McMahon, S. M., C. J. E. Metcalf, and C. W. Woodall. 2011. High-Dimensional Coexistence of Temperate Tree Species: Functional Traits, Demographic Rates, Life-History Stages, and Their Physical Context. *PLoS ONE* 6:e16253.
- Molisch, H. 1938. The longevity of plants.
- Moran, G. F. 1992. Patterns of genetic diversity in Australian tree species. *New Forests* 6:49–66.
- Moravie, M.-A., M. Durand, and F. Houllier. 1999. Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management* 117:221–240.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Nath, C. D., A. Boura, D. De Franceschi, and R. Pélissier. 2012. Assessing the utility of direct and indirect methods for estimating tropical tree age in the Western Ghats, India. *Trees* 26:1017–1029.
- Nath, C. D., H. S. Dattaraja, H. S. Suresh, N. V. Joshi, and R. Sukumar. 2006. Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. *Journal of biosciences* 31:651–669.
- Nicolini, E., Y. Caraglio, R. Pélissier, C. Leroy, and J.-C. Roggy. 2003. Epicormic branches: a growth indicator for the tropical tree, *Dycorinia guianensis* Amshoff (Caesalpiniaceae). *Annals of botany* 92:97–105.
- Norby, R. J., E. H. DeLucia, B. Gielen, C. Calfapietra, C. P. Giardina, J. S. King, J. Ledford, H. McCarthy, D. J. P. Moore, R. Ceulemans, P. De Angelis, A. C. Finzi, D. F. Karnosky, M. E. Kubiske, M. Lukac, K. S. Pregitzer, G. E. Scarascia-Mugnozza, W. H. Schlesinger, and R. Oren. 2005. Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:18052–18056.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, R. K. Kobe, and E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological monographs* 66:1–43.
- Palmer, M. W. 1994. Variation in species richness: Toward a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica Phytotax* 29:511–530.
- Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D.

- McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch, and D. Hayes. 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333:988–993.
- Parmentier, I., M. Réjou-Méchain, J. Chave, J. Vleminckx, D. W. Thomas, D. Kenfack, G. B. Chuyong, and O. J. Hardy. 2014. Prevalence of phylogenetic clustering at multiple scales in an African rain forest tree community. *Journal of ecology* 102:1008–1016.
- Pascal, J.-P. 1982. Bioclimates of the Western Ghats. Travaux de la section scientifique et technique Tome 17: French Institute of Pondicherry, India.
- Pascal, J.-P., and R. Pélissier. 1996. Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. *Journal of Tropical Ecology* 12:195–218.
- Pélissier, R. 1995. Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala-Ghâts occidentaux de l'Inde). Doctoral dissertation, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Pélissier, R., J.-P. Pascal, N. Ayyappan, B. R. Ramesh, S. Aravajy, and S. R. Ramalingan. 2011. Tree demography in an undisturbed Dipterocarp permanent sample plot at Uppangala, Western Ghats of India. *Ecological Archives* 92:17.
- Peñuelas, J., and S. Munné-Bosch. 2010. Potentially immortal? *New Phytologist* 187:564–567.
- Peters, H. A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters* 6:757–765.
- Petit, R. J., and A. Hampe. 2006. Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:187–214.
- Philipson, C. D., P. Saner, T. R. Marthews, R. Nilus, G. Reynolds, L. A. Turnbull, and A. Hector. 2012. Light-based Regeneration Niches: Evidence from 21 Dipterocarp Species using Size-specific RGRs. *Biotropica* 44:627–636.
- Phillips, O. L., G. van der Heijden, S. L. Lewis, G. López-González, L. E. O. C. Aragão, J. Lloyd, Y. Malhi, A. Monteagudo, S. Almeida, E. A. Dávila, I. Amaral, S. Andelman, A. Andrade, L. Arroyo, G. Aymard, T. R. Baker, L. Blanc, D. Bonal, Á. C. A. de Oliveira, K.-J. Chao, N. D. Cardozo, L. da Costa, T. R. Feldpausch, J. B. Fisher, N. M. Fyllas, M. A. Freitas, D. Galbraith, E. Gloor, N. Higuchi, E. Honorio, E. Jiménez, H. Keeling, T. J. Killeen, J. C. Lovett, P. Meir, C. Mendoza, A. Morel, P. N. Vargas, S. Patiño, K. S.-H. Peh, A. P. Cruz, A. Prieto, C. A. Quesada, F. Ramírez, H. Ramírez, A. Rudas, R. Salamão, M. Schwarz, J. Silva, M. Silveira, J. W. Ferry Slik, B. Sonké, A. S. Thomas, J. Stropp, J. R. D. Taplin, R. Vásquez, and E. Vilanova. 2010. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist* 187:631–646.
- Pinheiro, J. C., D. Bates, D. Sarkar, and R Core Team. 2014. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-117.
- Poorter, H., C. Remkes, and H. Lambers. 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology* 94:621–627.

- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martinez-Ramos, S. J. Mazer, and others. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920.
- Prentice, R. L. 1982. Covariate measurement errors and parameter estimation in a failure time regression model. *Biometrika* 69:331–342.
- Pucko, C., B. Beckage, T. Perkins, and W. S. Keeton. 2011. Species shifts in response to climate change: Individual or shared responses? *The Journal of the Torrey Botanical Society* 138:156–176.
- Rees, M., R. Condit, M. J. Crawley, S. Pacala, and D. Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293:650–655.
- Reich, P. B. 2014. The worldwide fastslow plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275–301.
- Rich, P. M., R. Dubayah, W. A. Hetrick, and S. C. Saving. 1994. Using viewshed models to calculate intercepted solar radiation: applications in ecology. *American Society for Photogrammetry and Remote Sensing Technical Papers*.
- Rizopoulos, D. 2010. JM: An R package for the joint modelling of longitudinal and time-to-event data. *Journal of Statistical Software* 35:1–33.
- Rizopoulos, D. 2012. *Joint Models for Longitudinal and Time-to-event Data: With Applications in R*. Chapman and Hall, Boca Raton.
- Robert, A. 2003. Simulation of the effect of topography and tree falls on stand dynamics and stand structure of tropical forests. *Ecological Modeling* 167:287–303.
- Robert, A., and M.-A. Moravie. 2003. Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. *Journal of Tropical Ecology* 19:697–707.
- Rose, C. E., D. B. Hall, B. D. Shiver, M. L. Clutter, and B. Borders. 2006. A multilevel approach to individual tree survival prediction. *Forest science* 52:31–43.
- Rose, M. R., and L. D. Mueller. 2000. Aging and immortality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 355:1657–1662.
- Rozendaal, D. M. A., R. J. W. Brien, C. C. Soliz-Gamboa, and P. A. Zuidema. 2010. Tropical tree rings reveal preferential survival of fast-growing juveniles and increased juvenile growth rates over time. *New Phytologist* 185:759–769.
- Rüger, N., A. Huth, S. P. Hubbell, and R. Condit. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology* 97:1360–1368.
- Rüger, N., A. Huth, S. P. Hubbell, and R. Condit. 2011b. Determinants of mortality across a tropical lowland rainforest community. *Oikos* 120:1047–1056.

- Rüger, N., U. Berger, S. P. Hubbell, G. Vieilledent, and R. Condit. 2011a. Growth Strategies of Tropical Tree Species: Disentangling Light and Size Effects. *PLoS ONE* 6:e25330.
- Salaün, P. 1995. Représentations, utilisations et transformations de la richesse floristique dans quatre communautés forestières des Ghâts occidentaux (Inde du sud). Doctoral dissertation, Université de Paris 6, Paris, France.
- Saleska, S. R. 2003. Carbon in Amazon Forests: Unexpected Seasonal Fluxes and Disturbance-Induced Losses. *Science* 302:1554–1557.
- Salguero-Gómez, R., R. P. Shefferson, and M. J. Hutchings. 2013. Plants do not count... or do they? New perspectives on the universality of senescence. *Journal of Ecology* 101:545–554.
- Sánchez-Gomez, D., M. A. Zavala, D. B. Schalkwijk, I. R. Urbieto, and F. Valladares. 2008. Rank reversals in tree growth along tree size, competition and climatic gradients for four forest canopy dominant species in Central Spain. *Annals of Forest Science* 65:605–605.
- Sato, H. 2009. Simulation of the vegetation structure and function in a Malaysian tropical rain forest using the individual-based dynamic vegetation model SEIB-DGVM. *Forest Ecology and Management* 257:2277–2286.
- Sayer, E. J., M. S. Heard, H. K. Grant, T. R. Marthews, and E. V. J. Tanner. 2011. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nature Climate Change* 1:304–307.
- Schemske, D. W. 2002. Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. Pages 163–173 *Foundations of Tropical Forest Biology*. The University of Chicago Press. R. L. Chazdon and T. C. Whitmore, Chicago.
- Schlesinger, W. H., and J. A. Andrews. 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* 48:7–20.
- Service, P. M. 2000. Heterogeneity in individual mortality risk and its importance for evolutionary studies of senescence. *The American Naturalist* 156:1–13.
- Sheil, D., and R. May M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogenous tropical forests. *Journal of ecology* 84:91–100.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* 19:605–611.
- Sterck, F. J., L. Poorter, and F. Schieving. 2006. Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. *The American Naturalist* 167:758–765.
- Swaine, M. D., and T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81–86.
- Swaine, M. D., D. Lieberman, and F. E. Putz. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3:359–366.

- Team, R. Development Core. R. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Therneau, T. 2014. A Package for Survival Analysis in S. R package version 2.37-7.
- Thiébaud, A. C. M., and J. Bénichou. 2004. Choice of time-scale in Cox's model analysis of epidemiologic cohort data: a simulation study. *Statistics in Medicine* 23:3803–3820.
- Thomas, R. Q., J. R. Kellner, D. B. Clark, and D. R. Peart. 2013. Low mortality in tall tropical trees. *Ecology* 94:920–929.
- Thorntwaite, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical review* 55–94.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:10854–10861.
- Tsiatis, A. A., V. Degruetola, and M. S. Wulfsohn. 1995. Modeling the Relationship of Survival to Longitudinal Data Measured with Error. Applications to Survival and CD4 Counts in Patients with AIDS. *Journal of the American Statistical Association* 90:27–37.
- Uchmański, J. 2000. Individual variability and population regulation: an individual-based model. *Oikos* 90:539–548.
- Valladares, F., and Ü. Niinemets. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:237–257.
- Valladares, F., D. Sanchez-Gomez, and M. A. Zavala. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94:1103–1116.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist* 99:337–389.
- Vaupel, J. S., K. G. Manton, and E. Stallard. 1979. The Impact of Heterogeneity in Individual Frailty on the Dynamics of Mortality. *Demography* 16:439–454.
- Vaupel, J. W., A. Baudisch, M. Dölling, D. A. Roach, and J. Gampe. 2004. The case for negative senescence. *Theoretical Population Biology* 65:339–351.
- Vellend, M. 2006. The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* 97:304–311.
- Vicente-Serrano, S. M., S. Beguería, and J. I. López-Moreno. 2010. A multiscalar drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of Climate* 23:1696–1718.
- Vieilledent, G. 2009. Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière. Doctoral dissertation, Agroparistech, Grenoble.

- Violle, C., and L. Jiang. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* 2:87–93.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27:244–243.
- Volterra, V., and M. Brelot. 1931. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars, Paris.
- Von Maltitz, G., L. Mucina, C. Geldenhuys, M. Lawes, H. Eeley, H. Adie, D. Vink, G. Fleming, and C. Bailey. 2003. Classification system for South African indigenous forests. Page 285. Department of water affairs and forestry, Republic of South Africa, Pretoria.
- Walsh, R. P. D. 1996. Drought frequency changes in Sabah and adjacent parts of northern Borneo since the late nineteenth century and possible implications for tropical rain forest dynamics. *Journal of Tropical Ecology* 12:385–407.
- Walters, M. B., and P. B. Reich. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hradwood seedlings. *Ecology* 77:841–853.
- Watkinson, A. 1992. Plant senescence. *Trends in ecology & evolution* 7:417–420.
- Weiner, J. (2002). Agriculture as ecological and evolutionary engineering. Présentation orale, INRA. Consulté à l'adresse <http://mediatheque.inra.fr/media/detail/75388/private>
- Werner, W. L. 1988. Canopy dieback in the upper Montane Rain Forests of Sri Lanka. *GeoJournal* 17:245–248.
- Westbeek, M. 1999. Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland Pao species. *Oecologia* 120:19–26.
- Whitmore, T. C. 1990. *An introduction to tropical rain forests*. Clarendon Press.
- Wilson, E. O. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington.
- Woodall, C., P. Grambsch, and W. Thomas. 2005. Applying survival analysis to a large-scale forest inventory for assessment of tree mortality in Minnesota. *Ecological modelling* 189:199–208.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Aparó Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87:391–403.
- Wright, J. S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.
- Wright, J. S. 2006. Response to Lewis *et al.*: The uncertain response of tropical forest to global changes. *Trends in Ecology & Evolution* 21:174–175.

- Wright, S. J., K. Kitajima, N. J. B. Kraft, P. B. Reich, I. J. Wright, D. E. Bunker, R. Condit, J. W. Dalling, S. J. Davies, S. Díaz, and others. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91:3664–3674.
- Wunder, J., B. Brzeziecki, H. Żybura, B. Reineking, C. Bigler, and H. Bugmann. 2008. Growth–mortality relationships as indicators of life-history strategies: a comparison of nine tree species in unmanaged European forests. *Oikos* 117:815–828.
- Wyckoff, P. H., and J. S. Clark. 2002. The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *Journal of Ecology* 90:604–615.
- Zens, M. S., and D. R. Peart. 2003. Dealing with death data: individual hazards, mortality and bias. *Trends in Ecology & Evolution* 18:366–373.
- Zuidema, P. A., R. J. W. Brien, H. J. During, and B. Güneralp. 2009. Do Persistently Fast-Growing Juveniles Contribute Disproportionately to Population Growth? A New Analysis Tool for Matrix Models and Its Application to Rainforest Trees. *The American Naturalist* 174:709–719.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Savaliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

Annexe 1 : Le Bec *et al.* (accepted in PLoS One)

Characterizing tropical tree species growth strategies: learning from inter-individual variability and scale invariance

Jimmy Le Bec^{1,2*}, Benoit Courbaud³, Gilles Le Moguédec⁴, Raphaël Pélissier^{1,5}

¹ IRD, UMR AMAP, 34398 Montpellier cedex 05, France

² AgroParisTech, 75005 Paris, France

³ IRSTEA, UR EM, 38402 Saint-Martin-d'Hères cedex, France

⁴ INRA, UMR AMAP, 34398 Montpellier cedex 05, France

⁵ Institut Français de Pondichéry, Puducherry, 605001 India.

Correspondence author: Jimmy LE BEC: jimmy.lebec@gmail.com

Key-words: Indian Western Ghats, inter-individual variability, linear mixed models, scale invariance, species maximum growth, tree growth strategies, tropical forest, Uppangala Permanent Sample Plots.

ABSTRACT

Understanding how tropical tree species differ in their growth strategies is critical to predict forest dynamics and assess species coexistence. Although tree growth is highly variable in tropical forests, species maximum growth is often considered as a major axis synthesizing species strategies, with fast-growing pioneer and slow-growing shade tolerant species as emblematic representatives. We used a hierarchical linear mixed model and 21-year long tree diameter increment series in a monsoon forest of the Western Ghats, India, to characterize species growth strategies and question whether maximum growth summarizes these strategies. We quantified both species responses to biotic and abiotic factors and individual tree effects unexplained by these factors. Growth responses to competition and tree size appeared highly variable among species which led to reversals in performance ranking along those two gradients. However, species-specific responses largely overlapped due to large unexplained variability resulting

mostly from inter-individual growth differences consistent over time. On average one-third of the variability captured by our model was explained by covariates. This emphasizes the high dimensionality of the tree growth process, i.e. the fact that trees differ in many dimensions (genetics, life history) influencing their growth response to environmental gradients, some being unmeasured or unmeasurable. In addition, intraspecific variability increased as a power function of species maximum growth partly as a result of higher absolute responses of fast-growing species to competition and tree size. However, covariates explained on average the same proportion of intraspecific variability for slow- and fast-growing species, which showed the same range of relative responses to competition and tree size. These results reflect a scale invariance of the growth process, underlining that slow- and fast-growing species exhibit the same range of growth strategies.

INTRODUCTION

Identifying the sources of variability in tree growth is critical to assess how the diversity of growth strategies shapes long-term forest dynamics and impacts ecosystem services such as wood production [1,2] or carbon storage [3]. In unmanaged tropical forests, tree growth is a highly variable process, among and within species, so that the individual tree responses to external drivers often appear idiosyncratic [4,5]. Interspecific growth differences may however reflect contrasted performances of species to secure carbon along a competition gradient [6,7], an ontogenetic trajectory [8] or with respect to site characteristics [9]. For instance, pioneer and shade-tolerant species strongly differ in their maximum growth, sensitivity to light and ontogenetic trajectory [10].

A number of species are recognized as inherently slow- or fast-growing. Slow-growing species are generally characterized by a high leaf mass per unit area (LMA), a low concentration in nitrogen [11] and Rubisco [12], and thus a low rate of photosynthetic activity [13]. Interestingly, these traits were also found related to species shade-tolerance and sensitivity to competition [14,15] so that in line with the paradigm of a universal ‘fast-slow’ plant economics spectrum [16], species inherent growth rate is expected to be a synthesizing axis of species growth strategies. It results in a trade-off in performance at high vs. low resource availability, meaning that species growing fast at high resource levels perform poorly at low resource levels (relatively to some other species) and vice versa. Competition thus favors the species the most adapted to the local level of resources, which leads to partition species along resource gradients, a pattern that significantly contributes to species diversity maintenance [17,18].

However, this paradigm that species strategies can be summarized along a single axis is considered as over-simplistic by several authors [19–21]. It may be difficult in natural conditions to disentangle species intrinsic differences from the effect of habitat variation so that species

growth performance may hide other axes such as species ability to withstand competition. In addition, a variety of strategies are successful in plant communities reflecting not only habitat diversity but also the fact that intraspecific traits variability may modulate individual responses to external factors [16,22].

In the last decade, the classical trade-offs paradigm underlying the species niche partitioning theory has been revisited. In particular, Clark *et al.* [20,23] pointed towards the role of high-dimensional differences among species in maintaining high diversity of forests. According to these authors, such process-level variation resulting from many, often unknown causes, makes individual growth responses to be highly variable within a species, and thus species responses to largely overlap, even if they differ in average. They showed that accounting for intraspecific variation of demographic and growth processes in simulations of forest community dynamics can lead some individuals of less competitive species to outperform individuals of the more competitive species and thus modifies the conditions in which species coexist in the long term. These results naturally raise the question of whether the intraspecific variability can be considered as a strategy for some species to persist in highly diverse ecosystems [22,24,25].

Modeling tree growth helps understanding to what extent species have different growth strategies [10,26]. But in most studies on tropical tree growth, a large proportion of the observed intraspecific variability remains unexplained by the limited number of measurable predictive variables. A particular feature of species rich tropical forests put forward to explain the low predictive power of tree growth models is the high number of rare species that often prevent the use of species-specific approaches. Species grouping has then been frequently used to reduce the number of parameters in multi-species growth models. It allows rare species that often represent a large number of available observations, to be included in analyses [27] by inclusion within larger groups. Species grouping helps to highlight structuring ecological strategies at the community level [28], but represent a loss of information. If classical species groups such as pioneer or understory shade tolerant are easily identified, little information is available for intermediate species, whose categorization thus depends on a priori knowledge on their growth behavior [27] or on *ad hoc* statistical criteria [29]. This often leads to rather heterogeneous groups and to an underestimation of the diversity of growth strategies.

In the present study, our goal was to identify species growth strategy axes from series of tree diameter increments recorded annually with permanent dendrometer bands over a 21-y period. Our dataset was comprised of c. 3,800 individual trees with stem girth ≥ 30 cm of 102 species in a permanent tropical forest sample plot in the Western Ghats of India. We addressed more specifically the following questions: (i) To what extent do species differ in their average response to competition, ontogeny and local abiotic environment? (ii) How might intraspecific variability help understanding species growth strategies? (iii) Is this variability consistent with the major

proxy for tree growth strategies that represents species maximum growth rate? We chose a maximum likelihood hierarchical modeling approach [30] to deal with these different aspects in a single model thanks to the inclusion of random effects in addition to the fixed effects of covariates. In particular, random effects allowed us to include the growth responses of all species with a limited number of parameters, and to properly address the intraspecific variability in the growth responses, as well as the temporal autocorrelation of individual growth series. We then inferred species strategies based on a comparison of the species growth responses and their variability as captured by the mixed effect model.

MATERIAL AND METHODS

Study site and data

Uppangala Permanent Sample Plot (UPSP; 12° 32' 15" N, 75° 39' 46 E) is located at an elevation of 400-600 m a.s.l. in an undisturbed wet evergreen monsoon forest of the Pushpagiri Wildlife Sanctuary in the Western Ghats of India (see a detailed presentation in [31]). Permit for conducting a research program at Uppangala PSP was delivered by the Government of India through a Memorandum Of Understanding between the French Institute of Pondicherry (IFP) and Karnataka Forest Department (KFD) located in Bangalore, Karnataka state, India. The site is part of Kadamakal Reserve Forest, which comes under the *Dipterocarpus indicus*-*Kingiodendron pinnatum*-*Humboldtia brunonis* type of the low elevation dense moist evergreen forests of the region [32]. The climate is warm throughout the year (mean annual temperature of c. 27°C) and rainfall of about 5100 mm.yr⁻¹, mainly from the Indian southwest monsoon, is concentrated between June and October (c. 90%) and alternates with a dry season with 4 months with rainfall < 100 mm.

The sampling plots are located on a north-oriented escarpment of the Ghats (average slope of c. 30-35°) characterized by a strong East-West alternation of deep talwegs and flattened interfluvial ridges that determines steep slopes locally > 45°. The sampling design consists of transects and plots totaling together 5.07 ha that sample the variation in slope (see Fig. 4 in [31]). In these plots, all the trees above 30 cm of girth at breast height (gbh) or above the buttresses if any, were mapped within 10 x 10 m elementary subplots, identified to species level (species nomenclature refers to the Herbarium of the French Institute of Pondicherry, HIFP²⁷), and fitted with permanent dendrometer bands allowing a theoretical precision of 0.2 mm on gbh measurements. In total

²⁷<http://ifp.plantnet-project.org/>

3,870 trees belonging to 102 species have been yearly surveyed for gbh increment between 1990 and 2013. All subplots were georeferenced and a Digital Elevation Model (DEM) was derived from slope measurements taken at each corner of the subplots.

We worked with annual increment in diameter at breast height, Δdbh , computed from all pairs of consecutive girth records for each individual. Measurements of trees that died or were recruited (i.e. that reached a gbh of 30 cm) during the census period were included. A few observations were discarded because of missing girth records or in cases of doubtful precision, for instance when a note in the database indicated that the dendrometer band was disturbed or replaced. As extreme growth values were suspected to result from large measurement errors, we also discarded the two-tailed extreme 0.05 % of the distribution of diameter increments, i.e. values below -0.5 cm.yr⁻¹ and above 3 cm.yr⁻¹. As the proportion of observations discarded didn't significantly differ among species (chi-square test; P -value > 0.9), we considered that data reduction didn't bias initial data. In total 3.4% of the 64,881 growth records were excluded from our analysis. The final dataset represented 3,810 synchronous series of individual annual diameter increments (in cm.yr⁻¹), 2 to 21 years long, with about 80% spanning more than 15 years.

Growth model design

A particular feature of our dataset is that trees were measured annually over a period of time that exceeds 20 years, so that data are highly temporally autocorrelated. In addition, growth data within a given species are also expected to be correlated. In order to deal with the intrinsic non-independence of observations and to compare species growth responses we used a hierarchical mixed model with an individual tree random effect and a date random effect nested in a species random effect [30], which can be summarized as:

$$\Delta dbh_{ijt} = \mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i + \gamma_{ij} + \delta_{it} + \varepsilon_{ijt} \quad \text{eqn 1}$$

where Δdbh_{ijt} is the annual diameter increment computed for each individual tree j of species i , as the difference between its diameter at t and $t-1$ divided by Δt in days to account for the slightly variable census intervals (from 305 to 426 days). Design vectors \mathbf{x}_{ijt} and \mathbf{z}_{ijt} contain observed covariates related to the fixed and species random effects with associated parameters in vector \mathbf{a} and $\boldsymbol{\alpha}_i$, respectively. Altogether, the term $\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i$ represents a linear combination of the covariates where parameters are species specific (species random effects on both the model intercept and the slope of covariates). This term represents the average growth response of species i given values of the covariates for tree j at time t . Species effects were considered as

random effects (i.e. parameters treated as realizations of a stochastic process and drawn in a common distribution) to force rare species parameters to be in a realistic range [30,33]. The term γ_{ij} is the individual random effect (on the intercept) for tree j of species i , which represents how much the growth trajectory of that tree deviates consistently over time from species i average growth response. The term δ_{it} is the date random effect (on the intercept) for species i at time t , and accounts for the synchronous growth variation at time t of all individual trees of species i . Finally, ε_{ijt} is the residual growth for tree j of species i at time t (assumed i.i.d.).

Such a model form allowed us to account for some major known covariates explaining tree diameter increment (see next section) and to structure the observed variability remained unexplained through the random effects. The individual tree random effect on the model intercept, γ_{ij} , accounted for the inter-census correlation of growth thus avoiding confusion with the covariates' effect. The date random effect on the model intercept, δ_{it} , accounted for the intra-census correlation of growth within each species. Interspecific variability in the growth response was assessed through several species random effects, both on the model intercept and on the slopes of covariates (α_i).

Covariates selection

Covariates were selected from a review of the literature, from our expertise and by comparing different models (maximum likelihood estimations) using Akaike Information Criterion (AIC), Bayesian Information Criterion (BIC) and likelihood ratio tests [34,35]. In a first step, we searched for the most appropriate form (quantitative vs. qualitative coding, variable transformation) of each candidate covariate independently. We then conducted a backward selection procedure starting from the full model including the relevant covariates and their interactions in order to select the best subset of covariates, i.e. the one providing the highest reduction in AIC and BIC when compared to the full model. Statistical significance of the covariates was assessed through likelihood ratio test of the nested models [30]. Rather than a systematic search of the best model among all possible combinations, we restricted our comparison to a set of realistic models that led us to retain functions of tree size, local competition and topographic position (slope and aspects) as fixed covariates.

Radial tree growth is generally expected to follow a hump-shaped pattern with respect to tree size [8,36,37], that is to increase with diameter for small trees, i.e. while increasing their leaf area towards maturity [38], and to decrease with diameter for large trees as they become senescent. We found that among the many combinations diameter at breast height variables (*dbh*) proposed to represent this hump-shaped trajectory [8,39], the well-known combination of *dbh* and $\log(dbh)$ led to the lowest AIC and BIC in our case.

In order to keep our model easy to interpret we introduced a single index of local competition calculated as the sum of neighbors' basal area within a radius of 5, 10, 15 or 20 m as generally proposed in the literature to represent resource depletion by competitors [40–43]. Such a competition index was preferred over an illumination index, such as Dawkins' code for instance, because it is much easier to update annually in order to reveal temporal changes in competition intensity. Both size-symmetric (e.g. considering all the neighbors) and size-asymmetric (e.g. considering only the larger neighbors) competition indices are generally considered as important to represent below- and above-ground competition [44,45]. In our case, symmetric and asymmetric indices appeared systematically highly correlated ($r \geq 0.8$ depending on the neighborhood radius considered). We kept a single index of symmetric competition in our model, because it appeared largely less correlated to *dbh* ($r \geq -0.06$) than an asymmetric index ($r \leq -0.23$). We also considered the log-transformation of this index [26] and finally, based on lowest AIC and BIC, we retained the log of total basal area of all the neighbors within a 15 m radius.

Topography at the study site, which alternates flattened interfluvial ridges with steep slopes and deep talwegs that correlate with variation in soil thickness and sun exposure, is recognized as a major source of environmental heterogeneity [46,47]. We thus extracted from the Digital Elevation Model local values of terrain slope and aspect that we further attached to each tree. We compared the original slope variable (in %) to several slope classes with different thresholds based on the percentiles of the distribution. The slope variable leading to the lowest AIC and BIC was a simple classification into steep and gentle slopes using a threshold of 50%. Similarly, we compared the original aspect variable (in degree) with sine and cosine transformations that respectively emphasize East-West vs. North-South oppositions in slope orientation. Among various combinations with the slope variable [48], we retained the sine transformation describing the East-West alternation of slopes based on lowest AIC and BIC. This moreover corroborates the main feature of the site topography [31].

The growth model we finally fitted to the data followed the general form of equation 1 with the following fixed ($\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a}$) and random effects ($\mathbf{z}_{ijt} * \mathbf{a}_i$) components:

$$\begin{aligned}
\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} &= \begin{bmatrix} 1 \\ slope_{ij} \\ \sin(aspect_{ij}) \\ \log(dbh_{ijt-1}) \\ dbh_{ijt-1} \\ \log(ba_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times \log(dbh_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times dbh_{ijt-1} \end{bmatrix}^T \times \begin{bmatrix} b \\ c \\ d \\ e \\ f \\ g \\ h \\ k \end{bmatrix} \\
\mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i &= \begin{bmatrix} 1 \\ \sin(aspect_{ij}) \\ \log(dbh_{ijt-1}) \\ dbh_{ijt-1} \\ \log(ba_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times \log(dbh_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times dbh_{ijt-1} \end{bmatrix}^T \times \begin{bmatrix} \beta_i \\ \varphi_i \\ \eta_i \\ \theta_i \\ \lambda_i \\ \omega_i \\ \tau_i \end{bmatrix}
\end{aligned}$$

Subscripts i, j and t stand for species, individual trees and dates, respectively. The variable *slope* is the local terrain slope described as a categorical variable with two classes (‘gentle’ and ‘steep’, coded 0 and 1, respectively); *aspect* is local terrain aspect (in degrees); *ba* is the basal area of all neighbors in a radius of 15 m (in $\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$); and *dbh* is tree diameter at breast height (in cm). Random effects are assumed normally distributed with mean 0 and independent from each other.

We performed Maximum Likelihood Estimates of the model parameters using package *lm4* [49] for R statistical software (version 2.15.1; [50]). Parameter estimates (including variances of the random effects) are given in supporting information (Table S1), along with a plot of model residuals that appeared normally and homogeneously distributed (Fig. S1).

Analysis of model predictions

We analyzed model predictions at the species level of our hierarchical model. Species growth response to each covariate was assessed from model predictions at standardized conditions, i.e. with the other covariates fixed at their observed mean [26]. From the species growth responses, we defined as species signed sensitivity to covariates, the range of growth predicted along the observed covariate gradients. As the response to competition was modeled by a monotonic function, the signed sensitivity to competition was computed as the difference between diameter

increments predicted at maximum and minimum competition intensity encountered by the species. Signed sensitivity to competition was generally negative because growth decreased while competition increased. When the species response was not modeled by a monotonic function, as for aspect and tree size, the range of predicted growth did not necessarily corresponded to the difference between diameter increments predicted at both ends of the gradient. For the hump-shaped response to tree size, the signed sensitivity corresponded to the maximum difference between one end and the optimum of the growth response curve, the sign indicating whether this difference corresponded to an increase (positive) or a decrease (negative) in growth with tree size. For aspect variable, the signed sensitivity corresponded to the difference between the growth responses on East- and West-oriented slopes. Species sensitivity to competition, tree size or aspect was defined as the absolute value of the signed sensitivity.

In order to assess the range of growth strategies encountered in the forest community, species sensitivity to covariates was considered with respect to independent species attributes, such as species maximum growth, maximum size or abundance. Species maximum growth and size were taken as the 95th percentile of the species values observed at the study site [29,51]. Abundance was taken as the average number of trees per species observed over the period of survey.

Partitioning the relative importance of fixed and random effects

For community-level interpretations of species growth strategies, we also compared how the within species variances partitioned with respect to the model terms. We thus refer in the following to the variance in observed diameter increments of species i , $\sigma_i^2(\Delta dbh_{ijt})$, as the *intraspecific variability*, which partitions into a part explained by the covariates, $\sigma_i^2(\mathbf{x}_{ijt} \cdot \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} \cdot \boldsymbol{\alpha}_i)$, or *explained variability*, and a part unexplained by the covariates or *unexplained variability*. One part of the unexplained variability is captured either by the individual effect, $\sigma_i^2(\gamma_{ij})$, or by the date effect, $\sigma_i^2(\delta_{it})$. The remaining unexplained variability is the *residual variability*, $\sigma_i^2(\epsilon_{ijt})$.

We further assessed for each species the proportion of observed variability that was captured by the model using an extension of the simple formulation of R^2 for mixed models [52,53]:

$$R_i^2 = \frac{\sigma_i^2(\mathbf{x}_{ijt} \cdot \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} \cdot \boldsymbol{\alpha}_i) + \sigma_i^2(\gamma_{ij}) + \sigma_i^2(\delta_{it})}{\sigma_i^2(\mathbf{x}_{ijt} \cdot \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} \cdot \boldsymbol{\alpha}_i) + \sigma_i^2(\gamma_{ij}) + \sigma_i^2(\delta_{it}) + \sigma_i^2(\epsilon_{ijt})} \quad \text{eqn 2}$$

Because our model included in addition to fixed effects of the covariates, individual tree and temporal random effects likely to capture the effects of unmeasured growth drivers, we assumed that model residuals mostly accounted for measurement errors and stochastic effects, such as

transient attacks of pathogens or herbivores. We therefore assumed that covariates, individual and date random effects captured most of the growth variability related to niche differences among species. As a consequence, we relied on the growth variability captured by model predictions rather than to the observed variability to assess the species growth strategies with respect to mechanisms of niche differentiation. We thus used within species variance ratios, slightly modified from [52], to explore how the variability captured by the model partitioned with respect to the terms of the model. The equations below represent the parts of intraspecific variability captured by the model attributable respectively to the effects of covariates (eqn 3), to the individual random effect (eqn 4) and to the date random effect (eqn 5):

$$R_i^2(\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i) = \frac{\sigma_i^2(\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i)}{\sigma_i^2(\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i) + \sigma_i^2(\gamma_{ij}) + \sigma_i^2(\delta_{it})} \quad \text{eqn 3}$$

$$R_i^2(\gamma_{ij}) = \frac{\sigma_i^2(\gamma_{ij})}{\sigma_i^2(\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i) + \sigma_i^2(\gamma_{ij}) + \sigma_i^2(\delta_{it})} \quad \text{eqn 4}$$

$$R_i^2(\delta_{it}) = \frac{\sigma_i^2(\delta_{it})}{\sigma_i^2(\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i) + \sigma_i^2(\gamma_{ij}) + \sigma_i^2(\delta_{it})} \quad \text{eqn 5}$$

Species level variability structure was then considered with respect to independent species attributes. However, because rare species are characterized by few observations, percentile estimations of some attributes such as maximum growth and maximum size maybe biased [54]. We therefore conservatively interpreted model predictions and random effects for species with more than 10 individuals only, despite the fact that rare species were included for parameter estimation in our mixed model.

RESULTS

Growth responses vary among species

In standardized conditions, growth was predicted to decrease with an increase in local competition for most species (Fig. 1A), making signed sensitivity to competition to be negative. The pattern was more variable among species with respect to tree size and signed sensitivity to tree size was either negative or positive depending on which diameter species growth optimum was observed (Fig. 1B). Making aspect varying from 90° to 270° showed that most species grew faster on Eastern exposed hillsides (Fig. 1C). While a pronounced species growth rank reversal, exemplified by the crossing lines in Fig. 1B, was observed along the tree size gradient (Spearman's rho = 0.02 between predicted species growth at minimum and maximum observed

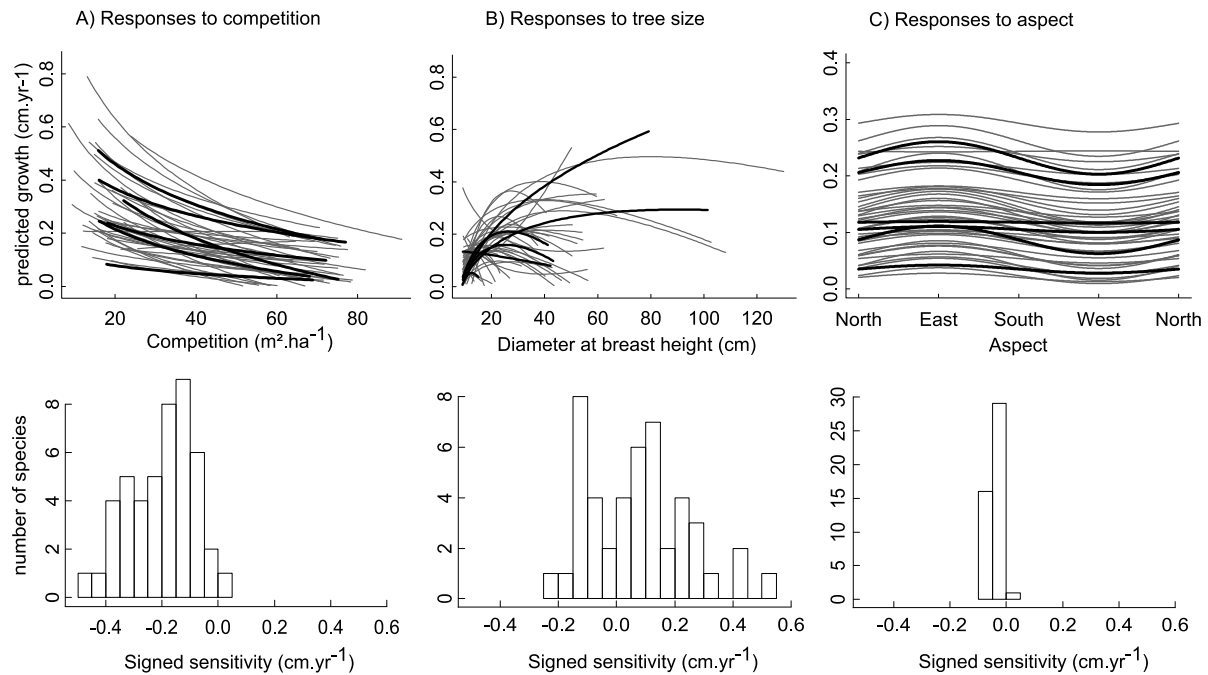


Figure 1: Predicted growth at standardized conditions with respect to competition (A), tree size (B) and aspect (C), i.e. with the other covariates fixed at their observed means. The 6 most abundant species are in bold in top panels. Bottom panels represent the distribution of species signed sensitivity to covariates, as defined in section Analysis.

tree size), rank reversal was moderate along the competition gradient ($\rho = 0.39$) and almost inexistent along the aspect gradient ($\rho = 0.98$). Tree size then appeared as a major axis species niche complementarity with respect to tree growth strategies.

Species growth sensitivity to competition and tree size increased significantly with species maximum growth (Fig. 2, top panels) and tree size (not shown). However, these trends vanished when considering relative sensitivity, i.e. sensitivity relatively to the maximum predicted growth (Fig. 2, bottom panels), suggesting that it reflected more a simple scale effect rather than an underlying functional relationship. Conversely, absolute and relative growth sensitivity to aspect appeared unrelated to species maximum growth and species maximum size. No relationship was found between species absolute or relative growth sensitivity and species abundance.

Note finally that slope affected similarly all species, with a mean diameter increment slightly lower on gentle slopes (-0.1 mm.yr^{-1}) than on steep slopes, a pattern already documented at our study site [47].

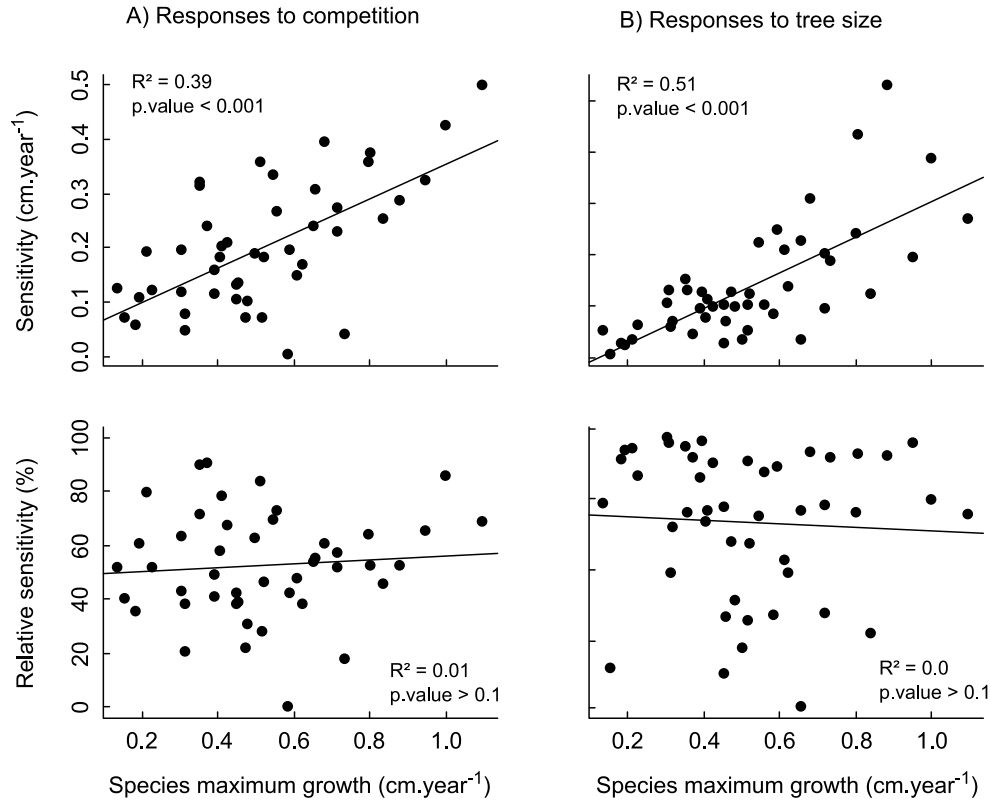


Figure 2: Species growth sensitivity to competition (A) and tree size (B) with respect to species maximum growth. Sensitivity was estimated as the range of predicted diameter increments (as defined in Materials and Methods). In top panels, sensitivity is considered in absolute values (i.e., in cm.yr⁻¹), while in bottom panels it is given in proportion of maximum predicted growth (in %).

Intraspecific variability partitioning

Observed intraspecific growth variability, $\sigma_i^2(\Delta dbh_{ijt})$, widely differed among species and increased significantly as a power function of species maximum growth (Fig. 3A). The proportion of this variability captured by the model (R_i^2) was on average $63\% \pm 11\%$ (up to 80% for some fast-growing species) and also increased significantly with species maximum growth (Fig. 3B).

Our hierarchical model allowed us to partition this captured variability within each species (see equation 1). On average one-third of it was explained by the covariates ($R_i^2(\mathbf{x}_{ijt} \cdot \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} \cdot \mathbf{a}_i) = 34\% \pm 13\%$), while more than half corresponded to the individual tree random effect, i.e. the inter-individual variability not explained by the covariates ($R_i^2(\gamma_{ij}) = 58\% \pm 11\%$), and a low proportion to the date random effect, i.e. the temporal variability unexplained by the covariates ($R_i^2(\delta_{it}) = 7\%$).

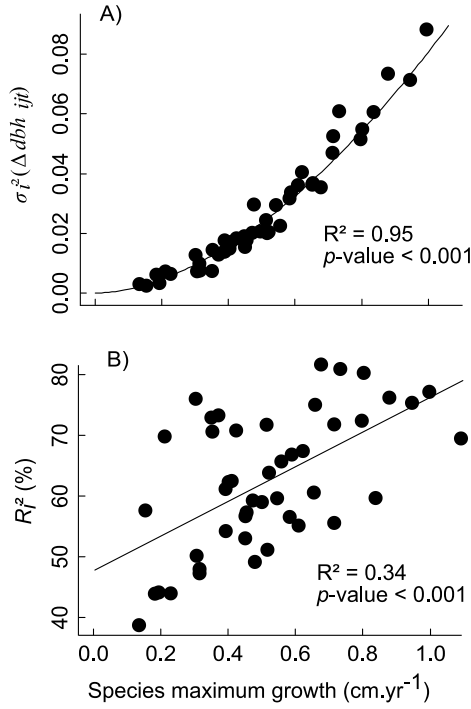


Figure 3: Variance of observed growth within each species according to species maximum growth (A). Proportion of this intraspecific variability captured by the model for each species (R^2) according to species maximum growth (B). The lines represent fitted relationships with a power (A) and a linear function (B).

$\pm 5\%$). The proportion explained by the covariates (Fig. 4A) or captured by the individual tree random effect (Fig. 4B) did not show any significant trend with species maximum growth, while the proportion of variability captured by the date random effect (Fig. 4C) slightly decreased with species maximum growth.

In addition, a one way analysis of variance performed for each species on the term $(\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i)$ with an individual indicator variable as factor revealed that $96\% \pm 3\%$ of $\sigma_i^2(\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i)$, i.e. the intraspecific variability explained by the covariates, corresponded to inter-individual growth differences consistent over time. This proportion did not show any significant relationship with species maximum growth, maximum size or abundance. In other words, intraspecific variability in response to covariates was hardly explained by temporal fluctuations of the covariates. It follows that together with the individual tree and date random effects, inter-individual variability represents $87\% \pm 8\%$ of the intraspecific variability captured by the model.

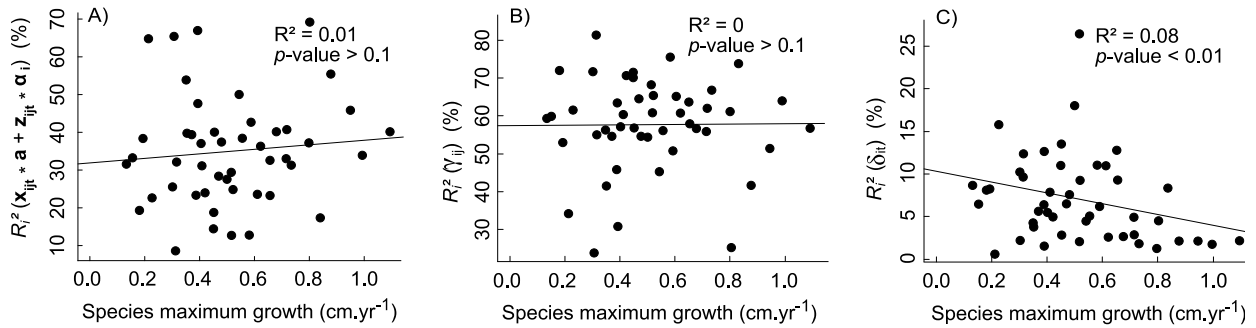


Figure 4: Growth variability captured by the model with respect to species maximum growth. It is partitioned into explained variability (A), variability captured by the individual random effect (B) and variability captured by the date random effect (C).

The individual tree random effect quantified how each individual growth trajectory deviates from its species growth response, consistently over time and independently from the variation of covariates. Figure 5 illustrates the distribution of the individual random effect around the predicted species response to competition and tree size for the 6 most abundant species at standardized conditions. It emphasizes that in spite of differences in growth predicted by the covariates, the large distribution of individual effects makes species responses largely overlapping.

DISCUSSION

Species show highly variable growth patterns

Nearly all species in our study showed a growth decrease with competition confirming that trees are sensitive to above- and/or below-ground resource depletion [26,55]. We also showed that species differed in their ability to sustain their growth when competition increases, leading to a moderate rank reversal in species performance along the competition gradient. These results suggest a trade-off between species growth rate and competition sensitivity [6,56] leading to potential resource partitioning among species [6,7,57]. Under strong competition, species with a high mean growth rate but sensitive to competition may be outperformed by species with a lower

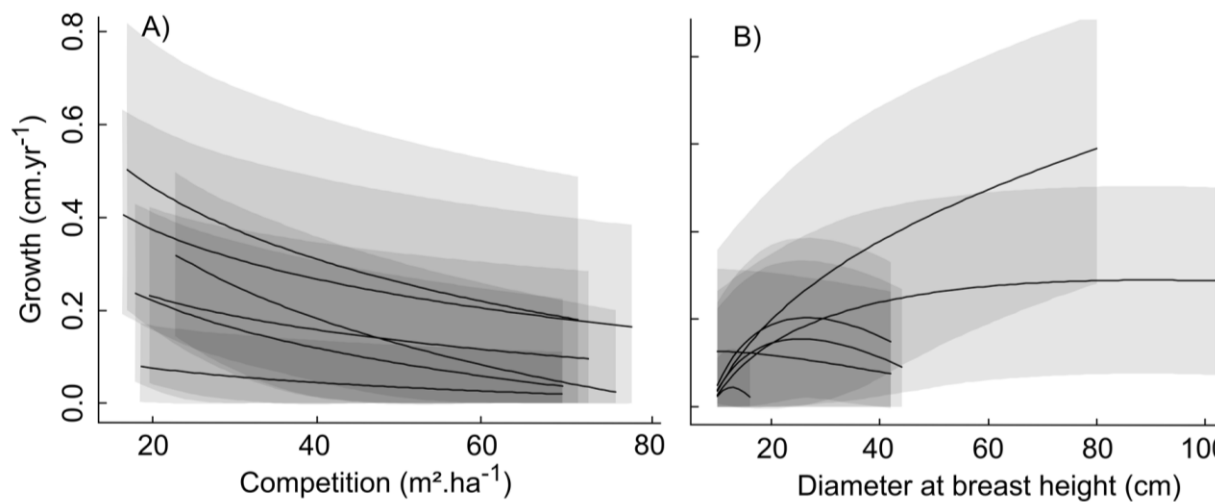


Figure 5: Predicted growth response to competition (A) and predicted ontogenetic growth trajectories (B) at standardized conditions (i.e. with the other covariates fixed at their observed means) for the six most abundant species. Envelops represent the distribution of individual tree random effect (95th percentile of the estimated distribution for each species).

mean growth rate. Nevertheless, the fact that the observed rank reversal is moderate suggests that all the species might not follow this trend.

We also observed a continuum of ontogenetic growth trajectories and amplitudes with monotonically increasing or decreasing growth curves with diameter, but more generally hump-shaped growth trajectories. Such a pattern generally indicates that growth increases as trees progressively capture more light by reaching the canopy and spreading their crown [58]; then a decrease of growth with tree size is observed simply because a constant biomass investment leads to a smaller diameter increment in large trees, a pattern eventually enhanced by senescence mechanisms in late life-history stages. Our results revealed a strong rank reversal in growth performance along the tree size gradient. Such a pattern may result from ontogenetic niche shifts in some species [59], caused by physiological modifications with maturity and senescence in biomass allocation [60], photosynthetic traits [38] or mechanical constraints on water transport [61].

This rank reversal is however observed at standardized conditions, i.e. when competition is fixed at its observed mean. But the actual trajectory experienced by a tree may combine ontogenetic development and variations in competition environment. Our model underlines the importance of interactions between tree size and competition, since species response to competition changed with tree size and vice-versa. Such an interaction may have several origins. First, if below ground competition is likely to be size-symmetric, competition for light is expected to be size-asymmetric [62], so that a single symmetric competition index, used here to avoid overfitting issues, may underestimate the competition experienced by small trees. Second, due to ecological niche shift along ontogeny, some species may be more sensitive to competition at some particular stages. At last, species growth patterns may also be shaped by size-dependent and competition-dependent mortality. At high levels of competition, the selection pressure experienced in a population is high and slow growing individuals are likely to disappear rapidly [63]. It follows that the ontogenetic trajectory observed at the population level may be biased, expected to be monotonically increasing, with mature stages being represented only by highly performing individuals. Conversely, at low levels of competition, senescent individuals may survive longer, creating a hump-shaped ontogenetic population trajectory. Additional information on recruitment and mortality are therefore required to fully understand the pattern of interaction between tree size and competition on tree growth. Studying trade-offs between recruitment and mortality along environmental gradients could for instance greatly help understanding the importance of ecological niche shifts along ontogeny.

Our model predicted a higher diameter growth on steep slopes for all species, a pattern already documented at our study site [47] and interpreted as resulting from a better tree crown stratification on steep slopes providing a better crown illumination. Our model also revealed that

growth was higher on East exposed hillsides first receiving sun light in the morning, but with an amplitude in the response that differed among species. It may be explained by the fact that photosynthesis could be more efficient during the morning [64] because lower temperature and higher air humidity limit evapotranspiration and allow stomata to stay open. The variable response of species to aspect might then reflect differences in species ability to maintain photosynthesis as the atmospheric conditions change. The combination of slope and aspect effects thus supports the thesis that light availability is an important driver of tropical tree growth [10,45].

Individual effects improve our understanding of species growth strategies

We showed that intraspecific variability explained by the model covariates corresponded mostly to inter-individual growth differences consistent over the 20 years of the study. This pattern results from the slow evolution of biotic growth drivers such as tree size and competition over the period. The low disturbance regime in Uppangala forests [46] might contribute to the stability of local competition and reinforce the fact that variability explained by covariates is mostly inter-individual, i.e. consistent in time. Covariates used in our analysis represent some of the major axes of niche differentiation among species. The fact that the variability explained by these covariates appears mostly inter-individual, i.e. is much higher than the intra-individual variability related to temporal variations of the covariates, confirms our hypothesis that niche related growth variability mostly reflects differences in growth performance between individuals of the same species, at least at the time scale of our study. In addition, by introducing an individual random effect in our model, we could take into account inter-individual growth differences unexplained by covariates. The fact that this individual effect still showed a structured spatial pattern (see supplementary file S1) indicates that it also partly captured some unobserved heterogeneity of the growing conditions (e.g. soil texture, soil moisture or nutrient availability). Together, these two types of inter-individual differences captured a large proportion of the observed variability (almost 80% for fast-growing species). Thus, it strengthens our choice to analyze variability captured by the model rather than variability observed in the data.

In contrast, climate can be considered to induce synchronous temporal variations of growth within a population and a significant link exists between the date random effect in our model and regional inter-annual climatic variations (see supplementary file S2). However, the date random effect accounted only for a low proportion of intraspecific variability (on average 7% of the variability captured by the model) suggesting that climatic variations did not strongly impacted tree growth compared to other growth drivers.

On average covariate effects, individual tree effects and date effects captured more than 60% of the observed variability. This proportion increased up to 80% for fast growing species. A

probable reason is that measurement errors or imprecision, which a priori do not depend on species growth, mechanically account for a smaller proportion of the variability for species exhibiting higher variability, i.e. for fast growing species. As a result, residual variability represents a higher proportion of the observed variability for slow growing species. Thus, together with the fact that niche related growth variability is mostly inter-individual, it makes that focusing our analysis on the variability captured by the model (i.e. neglecting residuals) appeared as a reasonable hypothesis to study ecologically relevant (i.e. niche related) growth variability.

In spite of differences in species average growth responses and even changes in species growth ranking, we showed that species growth responses widely overlapped because of large individual tree effects. Inter-individual growth variability unexplained by covariates was about twice as large as the variability explained by covariates. The large growth response width evidenced here then suggests that the role of rank reversal in species coexistence should not be overemphasized [65]. Some studies have even reported no rank reversal in species rich tropical forests [26].

Inter-individual growth differences result from growth responses to identified covariates but probably also from many other unmeasured factors, including other environmental drivers and genetic heterogeneity within species or particular life history trajectory, as characterized by the notion of ‘personality’ in animal ecology [66]. This probable high-dimensionality of tree growth (i.e. high number of drivers of growth variability) is evidenced and advocated in recent contributions [19–21,23] as a key feature involved in species coexistence by promoting species niche complementarity along many gradients. Including inter-individual variability of growth performance in simulation studies is then promising to explore the conditions for species coexistence [25]. Unpredictable events (such as dispersion or mortality) are probably also involved in species coexistence [67] and should also be included in such studies. An underlying question is actually whether environment (biotic and abiotic) is really a determinant in explaining species coexistence (niche theory) or whether random events drive species coexistence (neutral theory) at local scale [67–69]. Our growth model constitutes the basis for simulation studies that would help disentangle stochastic and deterministic processes involved in species coexistence.

Maximum growth does not fully determine species growth strategies

We showed that, surprisingly, relative sensitivity to competition and tree size did not change with species maximum growth. Slow- and fast-growing species showed the same ability to increase or decrease their growth (in proportion) in response to competition change or along their ontogenetic trajectory. Congruously, we showed that the partitioning of variability captured by the model did not change with species maximum growth. These results suggest that growth is, to some extent, a scale invariant process which is perfectly in line with the power relationship found between intraspecific growth variability and species maximum growth [70]. Under this scaling

effect hypothesis reflecting the mechanical increase of the variance with the intensity of a process (i.e. stability of the coefficient of variation), slow- and fast-growing species exhibit similar growth variation patterns, but at different scales (i.e. different intensity or different growth intensity).

These results challenge the classical idea of a continuum of growth strategies with slow-growing shade-tolerant species at one end and fast-growing pioneer species at the other end [28], summarized in the emerging ‘fast-slow’ paradigm of plant economics spectrum [16]. Under this paradigm, slow-growing species are in particular expected to be less sensitive to competition [10] or to drought [29] than fast-growing species.

We do not deny here that species inherent growth speed (characterized by their maximum growth in our study) is a key dimension of growth strategy. As it reflects the ability of species to reach maturity and to secure carbon, species maximum growth (growth scale) is a major axis to be taken into account in quantitative analysis such as carbon storage studies. Taking into account the relationship between the amplitude of species response to covariates (i.e. "sensitivity") and species maximum growth is then crucial but this relationship is rather the consequence of a scaling effect than the effect of differences in species growth strategies. Indeed, we showed that there was no relationship between species qualitative responses (or "relative sensitivity") to covariates and species maximum growth.

We suggest that in order to unambiguously compare species growth strategies in a qualitative way, species growth speed must be considered as a scaling factor to avoid confusion between growth strategy dimensions – also strongly recommended by Valladares *et al.* [71] regarding phenotypic plasticity studies. Using this approach, we showed that whatever species maximum growth, a continuum of growth strategies could be identified. We showed that maximum growth and responsiveness to competition or tree size were independent dimensions of species growth strategies. We believe that such scale invariance is not a particular feature of Uppangala forests but that it has been overlooked in other tropical forest study sites.

In our opinion, maximum growth, or more generally growth scale, should not be considered as a proxy for other growth strategy axes, but as an important axis, that should be taken into account when analyzing more refined variations among and within species.

ACKNOWLEDGEMENTS

UPSP is a permanent joint research station of the Karnataka Forest Department, Bangalore, and the French Institute of Pondicherry, India. We are deeply indebted to the many field workers, technicians, engineers and researchers who contributed to the plot’s long-term monitoring. This

study was conducted within the framework of JLB Ph.D. project, funded by a FCPR grant from the French Department of Agriculture, Agri-Food and Forest (MAAF).

DATA ACCESSIBILITY

The full dataset analyzed in this paper is property of the French Institute of Pondicherry, which has his own archiving policy. However, part of the dataset, corresponding to the demographic data recorded at UPSP from 1990 to 2010, have been documented in a data paper [31] and published online through the ESA Ecological Archives E092-115 (<http://esapubs.org/archive/ecol/E092/115/default.htm>).

REFERENCES

1. Clark DB, Clark DA, Oberbauer SF (2010) Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Glob Change Biol* 16: 747–759.
2. Pretzsch H (2009) *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Berlin: Springer. 664 p.
3. Sierra CA, Loescher HW, Harmon ME, Richardson AD, Hollinger DY, *et al.* (2009) Interannual variation of carbon fluxes from three contrasting evergreen forests: the role of forest dynamics and climate. *Ecology* 90: 2711–2723.
4. Newbery DM, Lingenfelder M (2008) Plurality of tree species responses to drought perturbation in Bornean tropical rain forest. *Plant Ecol* 201: 147–167.
5. Rapp JM, Silman MR, Clark JS, Girardin CA, Galiano D, *et al.* (2012) Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology* 93: 2061–2072.
6. Sánchez-Gomez D, Zavala MA, Schalkwijk DB, Urbieto IR, Valladares F (2008) Rank reversals in tree growth along tree size, competition and climatic gradients for four forest canopy dominant species in Central Spain. *Ann For Sci* 65: 605–605.
7. Sack L, Grubb PJ (2001) Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Funct Ecol* 15: 145–154.
8. Hérault B, Bachelot B, Poorter L, Rossi V, Bongers F, *et al.* (2011) Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *J Ecol* 99: 1431–1440.
9. Antin C, Pélissier R, Vincent G, Coueron P (2013) Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. *Trees* 27: 1485–1495.

10. Poorter L, Arets EJMM (2003) Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecol* 166: 295–306.
11. Atkin OK, Schortemeyer M, McFarlane N, Evans JR (1998) Variation in the components of relative growth rate in 10 *Acacia* species from contrasting environments. *Plant Cell Environ* 21: 1007–1017.
12. Westbeek M (1999) Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland *Poa* species. *Oecologia* 120: 19–26.
13. Poorter H, Remkes C, Lambers H (1990) Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiol* 94: 621–627.
14. Grime JP (1994) The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. New York: M. M. Caldwell and R. W. Pearcy. pp. 2–19.
15. Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39: 237–257.
16. Reich PB (2014) The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol* 102: 275–301.
17. Denslow JS (1987) Tropical rainforest gaps and species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 18: 431–451.
18. Bloor JMG, Grubb PJ (2003) Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *J Ecol* 91: 77–85.
19. Uriarte M, Clark J, Zimmerman JK, Comita LS, Forero-Montaña J, *et al.* (2012) Multidimensional trade-offs in species response to disturbance : implications for diversity in a subtropical forest. *Ecology* 93: 191–205.
20. Clark J (2010) Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* 327: 1129–1132.
21. McMahon SM, Metcalf CJE, Woodall CW (2011) High-Dimensional Coexistence of Temperate Tree Species: Functional Traits, Demographic Rates, Life-History Stages, and Their Physical Context. *PLoS ONE* 6: e16253.
22. Violle C, Enquist BJ, McGill B, Jiang L, Albert CH, *et al.* (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol Evol* 27: 244–243.
23. Clark JS, Dietze M, Chakraborty S, Agarwal PK, Ibanez I, *et al.* (2007) Resolving the biodiversity paradox. *Ecol Lett* 10: 647–659.
24. Lichstein JW, Dushoff J, Levin SA, Pacala SW (2007) Intraspecific Variation and Species Coexistence. *Am Nat* 170: 807–818.

25. Courbaud B, Vieilledent G, Kunstler G (2012) Intra-specific variability and the competition–colonisation trade-off: coexistence, abundance and stability patterns. *Theor Ecol* 5: 61–71.
26. Rüger N, Berger U, Hubbell SP, Vieilledent G, Condit R (2011) Growth Strategies of Tropical Tree Species: Disentangling Light and Size Effects. *PLoS ONE* 6: e25330. doi:10.1371/journal.pone.0025330.
27. Gourlet-Fleury S, Blanc L, Picard N, Sist P, Dick J, *et al.* (2005) Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Ann For Sci* 62: 785–796.
28. Swaine MD, Whitmore TC (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81–86.
29. Ouédraogo D-Y, Mortier F, Gourlet-Fleury S, Freycon V, Picard N (2013) Slow-growing species cope best with drought: evidence from long-term measurements in a tropical semi-deciduous moist forest of Central Africa. *J Ecol* 101: 1459–1470.
30. Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Savaliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer.
31. Péliissier R, Pascal J-P, Ayyappan N, Ramesh BR, Aravajy S, *et al.* (2011) Tree demography in an undisturbed Dipterocarp permanent sample plot at Uppangala, Western Ghats of India. *Ecol Arch* 92: 17.
32. Pascal J-P, Péliissier R (1996) Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. *J Trop Ecol* 12: 195–218.
33. Cnaan A, Laird NM, Slasor P (1997) Tutorial in biostatistics: using the general linear mixed model to analyse unbalanced repeated measures and longitudinal data. *Stat Med* 16: 2349–2380.
34. Burnham KP, Anderson DA (2002) Model selection and multimodel inference. New York: Springer.
35. Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Autom Control* 19.
36. Rai SN (1979) Diameter/height, and diameter/girth relationship of some rain forest tree species of Karnataka - India. *Malays For* 42: 53–58.
37. West PW (1980) Use of diameter increment and basal area increment in tree growth studies. *Can J For Res* 10: 71–77.
38. Sterck F, Bongers F (1998) Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *Am J Bot* 85: 266–266.
39. Weiskittel AR, Garber SM, Johnson GP, Maguire DA, Monserud RA (2007) Annualized diameter and height growth equations for Pacific Northwest plantation-grown Douglas-fir, western hemlock, and red alder. *For Ecol Manag* 250: 266–278.

40. Steneker GA, Jarvis JM (1963) A Preliminary Study to Assess Competition in a White Spruce - Trembling Aspen Stand. *For Chron* 39: 334–336.
41. Moravie M-A, Durand M, Houllier F (1999) Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *For Ecol Manag* 117: 221–240.
42. Canham CD, LePage PT, Coates KD (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can J For Res* 34: 778–787.
43. Contreras MA, Affleck D, Chung W (2011) Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. *For Ecol Manag* 262: 1939–1949.
44. Comita LS, Muller-Landau HC, Aguilar S, Hubbell SP (2010) Asymmetric Density Dependence Shapes Species Abundances in a Tropical Tree Community. *Science* 329: 330–332.
45. Kohyama TS, Takada T (2012) One-sided competition for light promotes coexistence of forest trees that share the same adult height. *J Ecol* 100: 1–11.
46. Péliissier R (1998) Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *J Trop Ecol* 14: 1–16.
47. Robert A, Moravie M-A (2003) Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. *J Trop Ecol* 19: 697–707.
48. Clark JS (1990) Fire and climate change during the last 750years in Northwestern Minnesota. *Ecol Monogr* 60: 135–159.
49. Bates D, Maechler M, Bolker B (2013) lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999999-2.
50. Team, R. Development Core. R (2012) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
51. Alder D, Oavika F, Sanchez M, Silva J, van der Hout P, *et al.* (2002) A comparison of species growth rates from four moist forest regions using increment-size ordination. *Int For Rev* 4: 196–206.
52. Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4: 133–142.
53. Snijders TAB, Bosker RJ (1994) Modeled Variance in Two-Level Models. *Sociol Methods Res* 22: 342–363.
54. Schoonjans F, De Bacquer D, Schmid P (2011) Estimation of population percentiles. *Epidemiology* 22: 750–751.
55. Coomes DA, Allen RB (2007) Effects of size, competition and altitude on tree growth. *J Ecol* 95: 1084–1097.

56. Kitajima K, Poorter L (2008) Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. *Trop For Community Ecol* Blackwell Oxf UK: 172–188.
57. Walters MB, Kruger EL, Reich PB (1993) Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. *Oecologia* 94: 7–16.
58. Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H (2003) Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84: 602–608.
59. Eriksson O (2002) Ontogenetic niche shifts and their implications for recruitment in three clonal *Vaccinium* shrubs: *Vaccinium myrtillus* , *Vaccinium vitis-idaea* , and *Vaccinium oxycoccos*. *Can J Bot* 80: 635–641.
60. Thomas S (1996) Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *Am J Bot* 83: 556–566.
61. Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD (2004) The limits to tree height. *Nature* 428: 851–854.
62. Pretzsch H, Biber P (2010) size-symmetric versus size asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Can J For Res* 40: 370–384.
63. Gillner S, Rüger N, Roloff A, Berger U (2013) Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *For Ecol Manag* 302: 372–378.
64. Johnson DM, Woodruff DR, McCulloh KA, Meinzer FC (2009) Leaf hydraulic conductance, measured in situ, declines and recovers daily: leaf hydraulics, water potential and stomatal conductance in four temperate and three tropical tree species. *Tree Physiol* 29: 879–887.
65. Kitajima K, Bolker BM (2003) Testing performance rank reversals among coexisting species: crossover point irradiance analysis. *Funct Ecol* 17: 276–281.
66. Wolf M (2009) Adaptive individual differences: the evolution of animal personalities [Doctoral dissertation]. The Netherlands: University of Groningen.
67. Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101: 10854–10861.
68. Beckage B, Gross L, Platt W, Godsoe W, Simberloff D (2012) Individual variation and weak neutrality as determinants of forest diversity. *Front Biogeogr* 3: 145–155.
69. Chase JM, Myers JA (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 366: 2351–2363.
70. Kendal WS (2004) Taylor's ecological power law as a consequence of scale invariant exponential dispersion models. *Ecol Complex* 1: 193–209.

71. Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol* 94: 1103–1116.

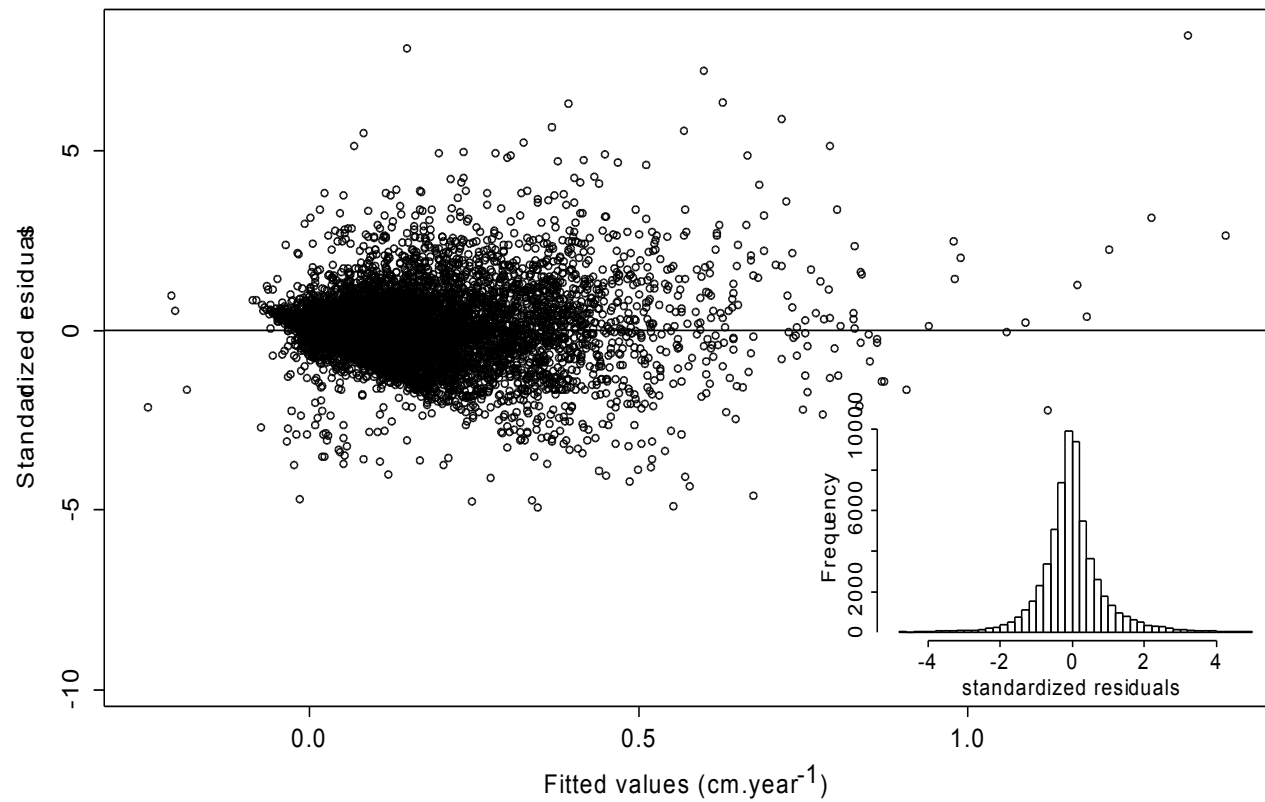
Table S1:

Estimated parameters for the fixed and random effects (σ stands for standard deviation).

Parameter	Estimate	Std. Error	t value
b	-2,0318	0,2248	-9,04
c	0,0088	0,0042	2,07
d	0,0215	0,0050	4,26
e	1,3542	0,1078	12,56
f	-0,0520	0,0056	-9,36
g	0,4374	0,0583	7,51
h	-0,2730	0,0276	-9,89
k	0,0082	0,0015	5,36
$\sigma(\beta)$	0.4658111	-	-
$\sigma(\gamma)$	0.1197966	-	-
$\sigma(\delta)$	0.0448953	-	-
$\sigma(\varphi)$	0.0198642	-	-
$\sigma(\eta)$	0.2770947	-	-
$\sigma(\theta)$	0.0220096	-	-
$\sigma(\lambda)$	0.0480344	-	-
$\sigma(\omega)$	0.0298305	-	-
$\sigma(\tau)$	0.0067001	-	-
$\sigma(\varepsilon)$	0.1057442	-	-

Figure S1:

Standardized residuals of the growth model against fitted values of this model. The histogram represents the distribution of the standardized residuals



File S1: SPATIAL ANALYSIS OF THE INDIVIDUAL RANDOM EFFECT

Context

The growth model presented in our main document was spatially explicit because individual tree location was taken into account through the competition index and topographic variables. Nevertheless, given the rather simple covariates used with respect to the expected high-dimensionality of tree growth [1], it is likely that a spatial structured portion of the growth variability remained unexplained by our model. Because growth has been shown to be highly autocorrelated [1–3], most of the growth variability that may be informative and that is not explained by the covariates is expected to be structured within the individual effect. Figure S1.1 represents the spatial distribution of the individual random effect, which does not show any obvious large-scale spatial pattern. It reflects that the main factors of spatial correlation in growth were already accounted for in the growth model. However, as the result of latent (i.e. unobserved) heterogeneity of the growing conditions (mycorrhizae population dynamics, soil fertility, microclimate, etc.) more subtle correlation may still be hidden in this individual effect. Close individuals (in space) are in particular expected to be more similar in terms of individual effect than distant individuals because of shared spatially structured growth determinants. Such a spatial non-independence of individual effects could lead to reduced estimation efficiency and biased parameter estimation [4], especially the variance of the individual random effect [5,4,6]. We

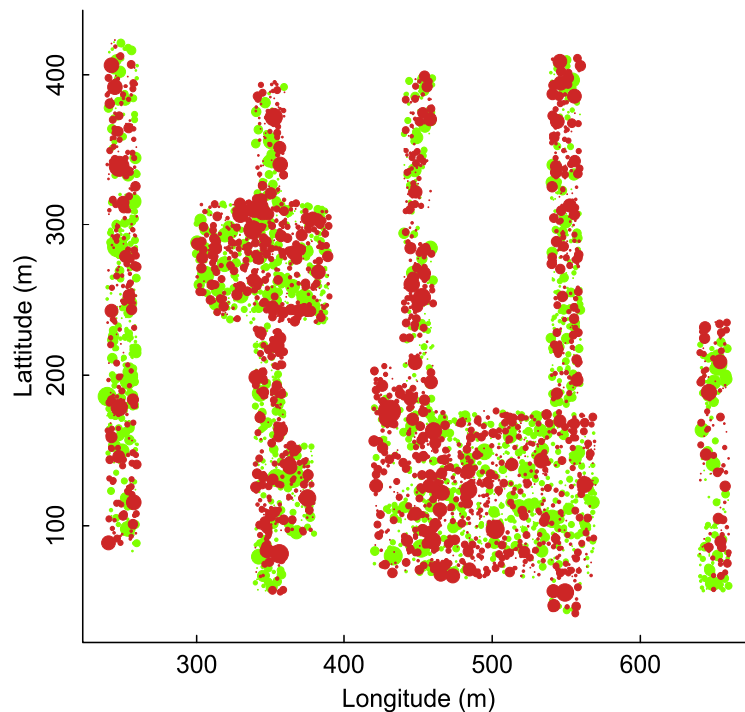


Figure S1.1: Spatial distribution of individual tree random effect estimates. Each tree is represented by a point with size proportional to its individual random effect; red color indicates a negative effect, green color a positive effect.

tested here the existence of a spatial correlation of the individual random effect using a semivariogram approach, commonly used to deal with spatial correlation in mixed modeling [5,4].

Method

We used a semivariogram to quantify the degree of spatial dependence between the individual random effects (estimated from the growth model in the main document) of trees within the plots. The semivariogram is a mathematical function that has the following form [7]:

$$\gamma(d) = \frac{1}{2} * E_{\sqrt{[(x_1-x_2)^2+(y_1-y_2)^2]=d}} [|Z(x_1, y_1) - Z(x_2, y_2)|^2] \quad \text{Eqn. 1}$$

where $\gamma(d)$ is the semivariogram for the couples of observations distant of d . In a discrete setting, d represents distance classes. E is the mathematical mean function. $Z(x_1, y_1)$ and $Z(x_2, y_2)$ are the individual effects of two trees respectively positioned in (x_1, y_1) and (x_2, y_2) . Random permutations of the individual effect values allowed computing the distribution of the semivariogram under the null hypothesis that no spatial correlation exists.

Results

Figure S1.2 shows that the observed semivariogram significantly deviated from the distribution (2.5th and 97.5th percentiles) of the semivariogram under the null hypothesis of spatial independence. It indicates that a significant trend exists in the spatial structure of the individual random effects of the growth model, with values more similar than expected between trees that are close from each other (i.e., less than 50 m apart) and more dissimilar than expected between trees c. 130 to 170 m apart.

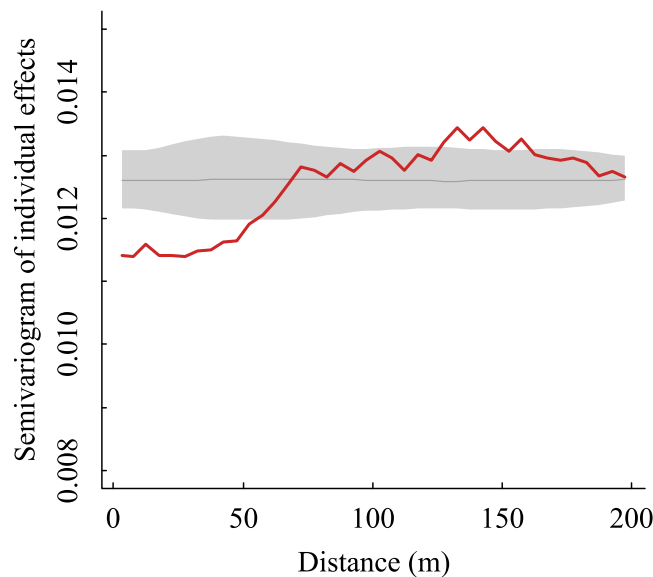


Figure S1.2: Observed semivariogram of the individual random effect predicted from the growth model (red line) and 95% confidence envelop of the null hypothesis of spatial independence obtained from 1000 random permutations of the estimations among trees of the pattern.

Discussion

We evidenced here that individual random effects estimated by our growth model (see main document) were not spatially independent. Such a correlation, probably resulting from unobserved heterogeneity of the growing conditions (e.g. soil texture, soil moisture or nutrient availability), could have disappeared if appropriate additional covariates had been introduced in the model. There is no reason not to include such covariates when available. However, an extensive assessment of all the factors affecting growth is unrealistic as well as time and money consuming. As an alternative, introducing in the model an individual random effect ensures capturing and structuring a significant portion of the variability unexplained by the measured covariates [1]. Specifying a correct variance-covariance structure for the individual effect that would account for its spatial structure would be ideal. Different parametric functions have been proposed to model the semivariogram function (see for instance a quick overview of five classical semivariogram functions in [5]) but lme4 R package used to fit our growth model (initially chosen because it was one of the rare software allowing crossed random effects [8]) does not support yet this kind of models. The rising popularity of mixed models [8] and the dynamism of R software community is nevertheless promising. It is likely that available tools will improve in the next years and allow fitting more complex random structures to growing datasets for a better representation of the complexity of observed systems.

References

1. Clark JS, Bell D, Chu C, Courbaud B, Dietze M, *et al.* (2010) High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecol Monogr* 80: 569–608.
2. Swaine MD, Lieberman D, Putz FE (1987) The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *J Trop Ecol* 3: 359–366.
3. Brien RJW, Zuidema PA, During HJ (2006) Autocorrelated growth of tropical forest trees: Unraveling patterns and quantifying consequences. *For Ecol Manag* 237: 179–190.
4. Fox JC, Bi H, Ades PK (2007) Spatial dependence and individual-tree growth models: II. Modelling spatial dependence. *For Ecol Manag* 245: 20–30.
5. Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Savaliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer.
6. Fox JC, Bi H, Ades PK (2007) Spatial dependence and individual-tree growth models: I Characterising spatial dependence. *For Ecol Manag* 245: 10–19.
7. Chauvet P (2008) Aide-mémoire de géostatistique linéaire. Paris: Presses des MINES.
8. Baayen RH, Davidson DJ, Bates DM (2008) Mixed-effects modeling with crossed random effects for subjects and items. *J Mem Lang* 59: 390–412.

File S2: TESTING FOR A CLIMATIC SIGNAL IN THE DATE RANDOM EFFECT

Context

The growth model presented in the main document was based on repeated measurements of tree growth over a 21-year period. Even if this remains a rather short period to sample natural climatic variability and to identify potential long term effects of climate evolution (according to [1] at least 30 to 50 years are required), climate was expected to induce annual growth variability [2]. However, the relation between climate and tree growth is complex and potentially involves many interactions with other biotic or abiotic factors [3–5]. It may for instance have an effect that last (memory effect) or may trigger mast fruiting potentially leading to confusing climatically induced growth variations [4]. Climate may also affect differently above and below ground growth for the different species and affect interspecific competition. In addition, as generally advocated in [6] regarding tree growth, it is likely that the climate-growth relationship is high-dimensional.

In our modeling approach, we used a date random effect in order to account for all the growth variability that was synchronic among individuals (within each species), hypothesized to mainly reflect the effect of climate [2,7,8], and that was not explained by covariates. However, given individual attributes (e.g. tree size, local competition, sun exposition) it is possible that trees

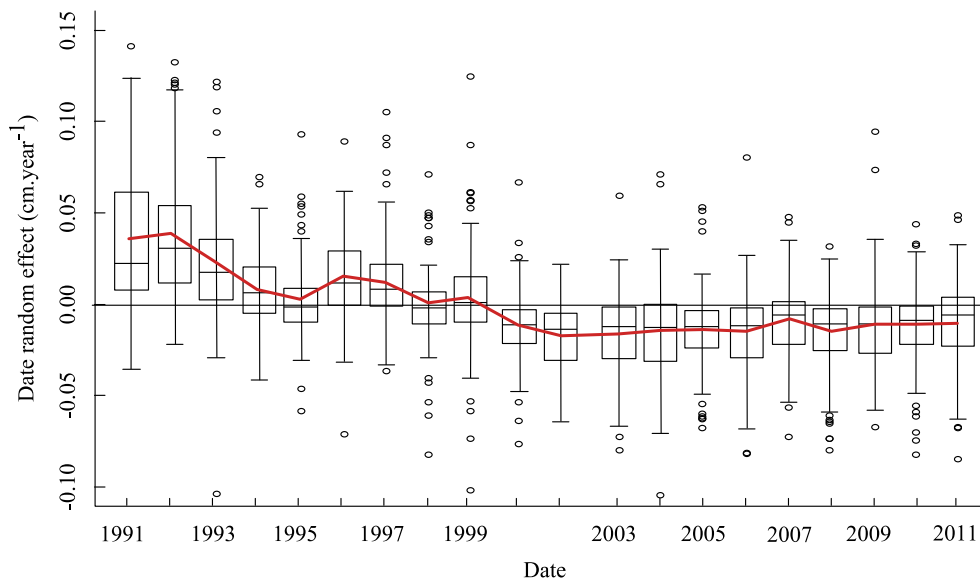


Figure S2.1: Distribution (boxplots) and annual mean (red line) of the date random effects for 102 species.

respond differently to climate within species. In order to keep a reasonably simple model (i.e. avoid using multiple climatic covariates with multiple species random effects and interactions), we considered that most of the variability induced by climate was captured by the date effect (distribution in Figure S2.1). We showed in the main document that this effect accounted on average for 7% of the intraspecific variability.

In the climate change context, understanding the link between climate and forest dynamics is crucial. Thus we propose here a short discussion regarding both how the date effect is linked to climatic factors and how species may differ in their interannual growth variability patterns.

Method

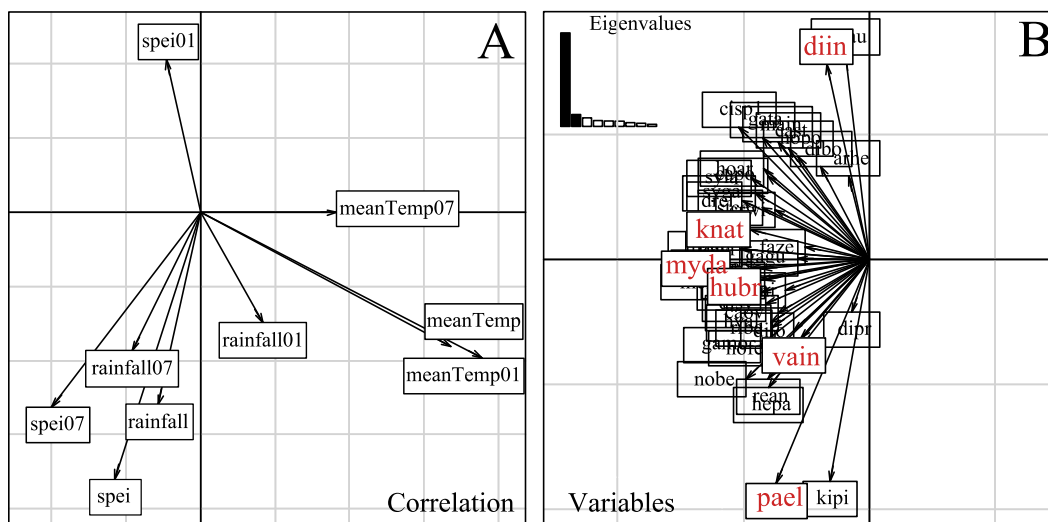
We used a Principal Component Analysis with instrumental variables (PCAiv; [9]) in order to identify whether linear combinations of climatic variables could explain a part of species-specific date effect fluctuations. The PCAiv is a statistical tool used for data exploration that combines classical PCA and multivariate regression. A table containing the date effect of each species (columns) for each date (lines) as well as a table containing climatic variables for each date were used. Nine climatic variables were selected (Table S2.1): rainfall (proxy for the amount of water available for tree growth [10]), temperature (proxy for photosynthetic and respiration activity [11–14]) and SEPI (Standardized Precipitation Evapotranspiration Index [1]) which is a multiscalar drought index (based on the difference between precipitation and potential evapotranspiration) [13,15,16]. These climatic variables were aggregated over one year or taken only during January or July (preceding each census) respectively to reflect the average annual climate or the climate during the driest and the wettest month of the year [17].

Table S2.1: Climatic variables used in the PCAiv analysis (SPEI stands for Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index)

Climatic variable	Meaning	Data origin
rainfall	rainfall over the last year	measured in Uppangala [15]
rainfall01	rainfall from last January	measured in Uppangala [15]
rainfall07	rainfall from last July	measured in Uppangala [15]
meanTemp	mean annual temperature	Climatic Research Unit [16]
meanTemp01	mean temperature from last January	Climatic Research Unit [16]
meanTemp07	mean temperature from last July	Climatic Research Unit [16]
spei	spei over the last year	http://sac.csic.es/spei/database.html [1]
spei01	spei from last January	http://sac.csic.es/spei/database.html [1]
spei07	spei from last July	http://sac.csic.es/spei/database.html [1]

Results

Figure S2.1 highlights that the date random effect differed strongly among species but that it followed a general decreasing trend. On average, the date effect decreased markedly over the first period (1991-2001) and remained stable over the second period (1992-2011). The PCAiv allowed identifying the link between this trend and climatic variables. Figure S2.2 reveals that the first axis of the PCAiv captured most of the inertia within the date effect. It shows that mean temperature of January (corresponding to the driest month) was the climatic variable that was the most linked with the first axis of the PCAiv. More generally the three temperature variables are strongly correlated to this first axis. Annual SPEI (reflecting drought severity during the year preceding the growth measures) was the climatic variable that was the most correlated to the second axis of the PCAiv. In addition, Figure S2.2 shows that some specific date effects were rather related to the second axis than the first axis of the PCAiv. In particular it reveals contrasted patterns among the six most abundant species in the plot. The date effects for *Vateria indica*, *Myristica dactyloides*, *Knema attenuata* and *Humboldtia brunonis* were rather related to the first axis while for *Palaquium ellipticum* and *Dipterocarpus indicus* they were rather related to the second axis. The asymmetry of Figure S2.2B suggests that for all the species, to a certain extent, an increase of temperature is related to a decrease of the date random effects values.



FigureS2.2: Correlation of climatic variables with the two first axes of the PCAiv on the species-specific date effects (A) and projection of species on the same axes (B). The six most abundant species are in red (B).

Figure S2.3 confirms that the strength of the relationship between the first axis score of the PCAiv and the date effects for these same six species varied. Note that, even when the relationship is significant, the slope varied, reflecting a qualitative and quantitative variability in the temporal growth variability related to climate among species.

Finally, Figure S2.4 illustrates the particular case of the two most abundant emergent species (*Vateria indica* and *Dipterocarpus indica*) that exhibited an opposition of phase in their date effect (correlation between the two detrended date effects = -0.62).

Discussion

Overall, this analysis revealed that the date effect did have a strong link with climate variability but that, as hypothesized, not a single climatic variable could explain these temporal growth fluctuations. Thus, we may conclude that the global trend observed in the date effect (decrease over the 20-year census period) largely resulted from climatic determinants but that directly including them in the growth model would have required many additional parameters and species

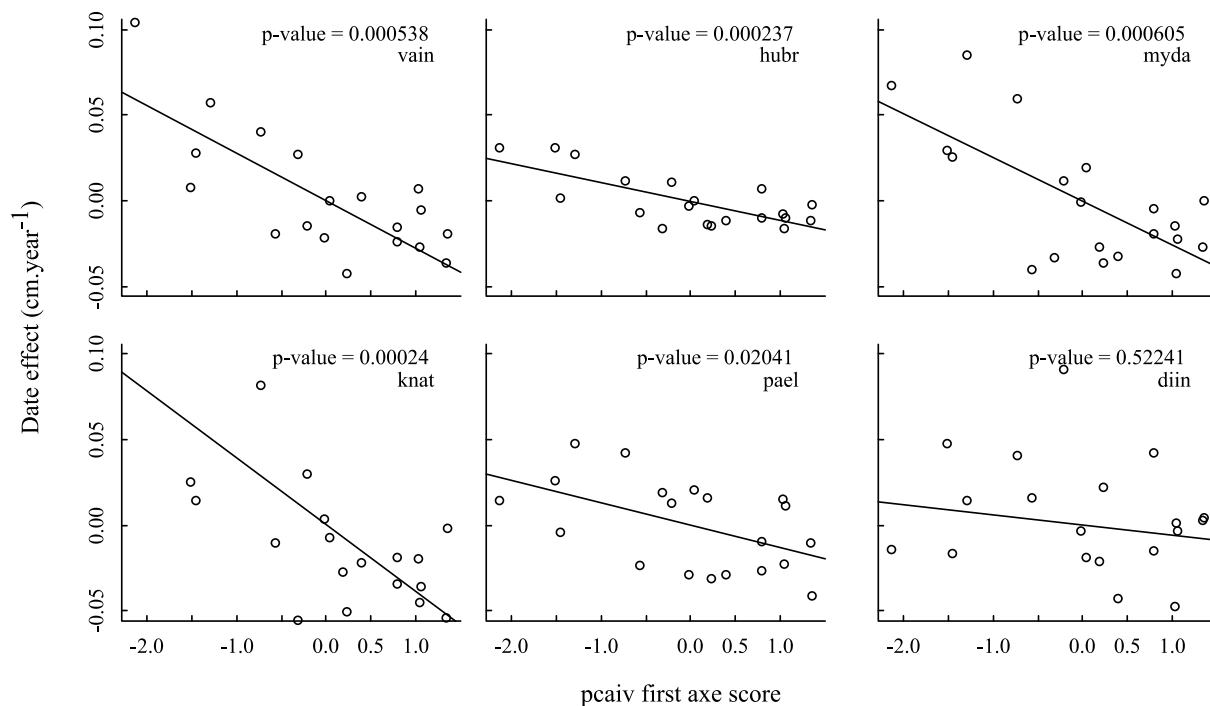


Figure S2.3: Date random effect for the six most abundant species (ranked by abundance: *Vateria indica*, *Humboldtia brunonis*, *Myristica dactyloides*, *Knema attenuata*, *Palaquium ellipticum* and *Dipterocarpus indicus*) according to their score on the first axis of the PCAiv. Lines and p-values correspond to linear regressions.

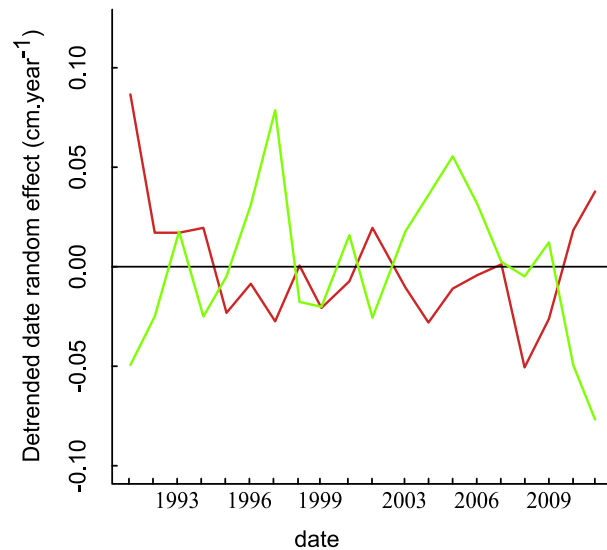


Figure S2.4: Detrended random effect of the two most abundant emergent species *Vateria indica* (red) and *Dipterocarpus indicus* (green).

random effects. Our results support findings in another study site in Costa Rica [14] that the decrease in growth observed at *La Selva* permanent tropical forest sample plot between 1984 and 2000 was related to the increase of atmospheric annual mean temperature (similar results also found in [18–20]).

Moreover, the discontinuous nature (two phases) of the date effect trend (Figure S2.1) together with the link with climatic variables, suggests that the date effect trend did not result from endogenous mechanisms. In particular this trend does not seem to result from the evolution of stand basal area because stand basal area (reflecting the level of competition among trees) changes at a slow continuous rate (i.e. did not exhibit two phases)²⁸. As a result, it means that the growth model correctly accounts for the effect of competition and reflects its temporal trend (endogenous to the stand dynamics).

Despite the identified link between climate and the date effect, it is however likely that temporal growth fluctuations captured by the date effect also result from biotic interactions. In particular, the example of opposition of phase between the two emergent species (*Vateria indica* and *Dipterocarpus indicus*) might result from an interaction between climate and species competitive ability. A scenario could be that when *Vateria indica* experience unfavorable climatic conditions, it benefits to *Dipterocarpus indicus* through a reduction of the competitive ability of *Vateria indica*.

²⁸ For instance, we evidenced that the stand basal area increased continuously by almost 10% (from 39.3m².ha⁻¹ to 43.2m².ha⁻¹) over the 21-y period. A miss-specification of the relationship between growth and competition within the fixed part of the model could have led to the temporal trend observed in the date random effect.

References

1. Vicente-Serrano SM, Beguería S, López-Moreno JI (2010) A multiscalar drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index. *J Clim* 23: 1696–1718.
2. Clark DA, Clark DB (1994) Climate-induced annual variability in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *J Ecol* 82: 865–872.
3. Kulam HM (1971) Effects of Insect Defoliation on Growth and Mortality of Trees. *Annu Rev Entomol* 16: 289–324.
4. Visser MD, Jongejans E, van Breugel M, Zuidema PA, Chen Y-Y, *et al.* (2011) Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: a demographic cost-benefit analysis of delayed reproduction and seed predation: Demographic cost-benefit analysis of masting. *J Ecol* 99: 1033–1044.
5. Ashton P, Givnish TJ, Appanah S (1988) Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: New insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the Aseasonal tropics. *Am Nat* 132: 44–66.
6. Clark JS, Bell D, Chu C, Courbaud B, Dietze M, *et al.* (2010) High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecol Monogr* 80: 569–608.
7. Couralet C, Sterck FJ, Sass-Klaassen U, Van Acker J, Beeckman H (2010) Species-Specific Growth Responses to Climate Variations in Understory Trees of a Central African Rain Forest. *Biotropica* 42: 503–511.
8. Toledo M, Poorter L, Peña-Claros M, Alarcón A, Balcázar J, *et al.* (2011) Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance: Climate drives tree and forest growth. *J Ecol* 99: 254–264.
9. Lebreton JD, Sabatier R, Banco G, Bacou AM (1991) Principal Component and Correspondence Analyses with Respect to Instrumental Variables : An Overview of Their Role in Studies of Structure - Activity and Species - Environment Relationships. *Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies. Eurocourses: Chemical and environmental science. Springer Netherlands, Vol. 2. pp. 85–114.*
10. Worbes M (1999) Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Aparó Forest Reserve in Venezuela. *J Ecol* 87: 391–403.
11. Lloyd J, Farquhar GD (2008) Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363: 1811–1817.
12. Clarke A, Fraser KPP (2004) Why does metabolism scale with temperature? *Funct Ecol* 18: 243–251.

13. Silva CE, Kellner JR, Clark DB, Clark DA (2013) Response of an old-growth tropical rainforest to transient high temperature and drought. *Glob Change Biol* 19: 3423–3434.
14. Clark DA, Piper S, Keeling C, Clark DB (2003) Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proc Natl Acad Sci* 100: 5852–5857.
15. Newbery DM, Lingenfelder M, Poltz KF, Ong RC, Ridsdale CE (2011) Growth responses of understorey trees to drought perturbation in tropical rainforest in Borneo. *For Ecol Manag* 262: 2095–2107.
16. Orwig D, Abrams MD (1997) Variation in Radial Growth Responses to Drought Among Species. *Trees* 11: 474–484.
17. Péliissier R, Pascal J-P, Ayyappan N, Ramesh BR, Aravajy S, *et al.* (2011) Tree demography in an undisturbed Dipterocarp permanent sample plot at Uppangala, Western Ghats of India. *Ecol Arch* 92: 17.
18. Asner GP, Townsend AR, Braswell BH (2000) Satellite observation of El Niño effects on Amazon Forest phenology and productivity. *Geophys Res Lett* 27: 981–984.
19. Braswell BH (1997) The Response of Global Terrestrial Ecosystems to Interannual Temperature Variability. *Science* 278: 870–873.
20. Sellers PJ, Los SO, Tucker CJ, Justice CO, Dazlich DA, *et al.* (1996) A Revised Land Surface Parameterization (SiB2) for Atmospheric GCMs. Part II The Generation of Global Fields of Terrestrial Biophysical Parameters from Satellite Data. *J Clim* 9: 706–737.

Annexe 2 : Le Bec *et al.* (in prep for Journal of Ecology)

Tree growth variability structure explains mortality patterns in a tropical forest

Jimmy Le Bec^{1,2*}, Benoit Courbaud³, Gilles Le Moguédec⁴, Raphaël Pélissier^{1,5}

¹ IRD, UMR AMAP, 34398 Montpellier cedex 05, France

² AgroParisTech, 75005 Paris, France

³ IRSTEA, UR EM, 38402 Saint-Martin-d'Hères cedex, France

⁴ INRA, UMR AMAP, 34398 Montpellier cedex 05, France

⁵ Institut Français de Pondichéry, Puducherry, 605001 India.

Correspondence author: Jimmy LE BEC: jimmy.lebec@gmail.com

Key-words: Cox proportional hazard model, Indian Western Ghats, interindividual variability, linear mixed models, shade tolerance, species maximum growth, tropical forest, Uppangala Permanent Sample Plots

ABSTRACT

We report that an individual-based modeling approach of tree growth helps improving predictions of individual tree mortality risk in a highly mixed tropical forest stand. Tree mortality is an important process driving forest dynamics, which significantly impacts forest biomass turnover and thus carbon balance of tropical forests. However, because trees are long-lived organisms and mortality events are quite rare, we generally lack data to properly understand this process and its determinants at the individual level. By comparison, longitudinal tree growth data covering several decades for each tree are now available thanks to regularly monitored permanent sample plots throughout the tropics. Different authors have shown that mortality sometime depends on tree size (U-shape relation) and most often strongly depends on past growth (used as a synthetic proxy for the effect of many unmeasured variables related to tree vigor). Nevertheless, the link between growth and mortality is poorly understood and growth is usually taken into

account rather crudely in mortality models. We tested the ability of several output variables resulting from growth models to predict mortality in an undisturbed wet evergreen monsoon forest in the Western Ghats of India, annually surveyed for more than 20 years. We used a mixed modeling framework to estimate an individual growth effect as an indicator of time-consistent individual growth deviation from the corresponding species-specific growth response to ontogeny (tree size) and environment (crowding, aspect, slope and annual population effect). This individual growth effect proved to be a better predictor of individual mortality than classical indicators of past growth, that are usually based on a limited number of growth years and do not differentiate properly tree vigor from contingent effects. This individual unexplained effect can be interpreted as a frailty indicator that integrates the growth relative performance of a tree over 20-years, given its species and growing conditions. Our findings underline the importance of considering intra-specific variability and interactions between demographic processes to properly represent individual behaviors within ecological communities. We believe that such an approach based on an explicit link between individual growth and individual probability of mortality is of great interest to improve forest dynamics simulations and explore different scenarios of evolution of tropical forest ecosystems.

INTRODUCTION

Studying tropical forests is challenging in many ways. In particular, these species rich ecosystems are characterized by a large proportion of rare species for which the lack of data prevents from understanding how they may differ in their ecological strategies (Lewis *et al.* 2004). Yet, quantifying demographic processes (i.e. tree recruitment, growth and mortality) and their variability is crucial to understand community structure and forest dynamics (Clark & Clark 1992; Tilman 2004). In particular, differences among species demographic rates in response to environment have been shown to be determinant in maintaining forest tree species diversity (Denslow 1987; Condit 2006).

Tree growth has been the most studied demographic process in tropical forests thanks to time series of stem diameter increments provided by permanent sampling plots (Losos & Leigh 2004). Many studies demonstrated the diversity of growth drivers and species growth strategies in tropical forests (Clark *et al.* 2010; Rüger *et al.* 2011a). To fully interpret how this diversity might shape forest dynamics or species coexistence, in-depth studies of recruitment and mortality processes are also needed. However, modeling recruitment and mortality is still challenging, mainly because of the relative paucity of data: trees being long-lived organisms, observations of these events are rare and their statistical estimations imprecise.

Even if numerous methods have been proposed to improve basic mortality models, they still provide quite poor predictions (Antón Fernández 2008). Nevertheless, an emergent result from

past research is that tree growth and mortality are strongly linked (Wyckoff & Clark 2000; Bigler & Bugmann 2003; Rüger *et al.* 2011b; Hurst *et al.* 2012; Gillner *et al.* 2013) making information provided by the analysis of tree growth potentially interesting to improve tree mortality predictions. But in most cases, growth has been introduced rather crudely in mortality models. For instance, last-observation-carried-forward (LOCF) method (Shao & Zhong 2003; Ye, Lin & Taylor 2008) only uses the last known growth value as a mortality predictor in longitudinal studies. In addition, measured growth is contaminated with measurement errors or imprecision that can cause loss of power in detecting mortality drivers (Carroll *et al.* 2012).

Tree growth is frequently considered as a proxy for tree vigor (Kaufmann 1996; Wyckoff & Clark 2000; Bigler & Bugmann 2003; Gillner *et al.* 2013) and a low growth rate (i.e. low vigor) generally predicts a higher mortality risk. However, one may be interested not only in predicting survival but also in understanding the drivers hidden behind this relationship. For instance, local crowding, known to reduce tree growth (Rüger *et al.* 2011a, Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One), is suspected to increase mortality risk. However, classical approaches often fail to properly identify this last relationship, in particular because crowding may have both negative effects (by increasing competition for resources and thus reducing growth) and positive effects on survival through mechanisms of herd protection (Peters 2003) or more generally positive interactions between large trees (Hurst *et al.* 2011). Similar considerations can be held regarding the relationships between tree size and mortality. On the one hand, growth is known to vary along tree ontogeny (Hérault *et al.* 2011) and size may thus have an indirect effect on mortality. On the other hand, a large tree size is associated with physical instability (van der Meer & Bongers 1996) that does not affect its growth but that may have a direct effect on its mortality risk. So the mortality process is by nature heterogeneous, in the sense that it results from multiple direct and indirect causes. Being able to disentangle such causes could greatly improve our understanding of the mechanisms driving tropical forest dynamics (see a summary in Fig. 1).

Despite the careful attention given to modeling growth, most of the variability of this process still remains unexplained. Nevertheless, recent studies advocate that even though unexplained, this tree growth variability is not random and corresponds to a large extent to individual differences resulting from high dimensional niche differences and genetic differences (Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Clark *et al.* 2010). This type of unexplained but structured variability is also referred being the consequence of latent (i.e. unobserved) heterogeneity in the literature (Cam *et al.* 2013). For a long time, such latent sources of variability have been recognized as important in explaining animal or human population dynamics (Vaupel, Manton & Stallard 1979; Aubry *et al.* 2011; Scranton 2012; Cam *et al.* 2013) and more recently in explaining tree population dynamics (Clark *et al.* 2007, 2010; Clark 2010). A range of empirical and theoretical results suggest that it has important community-level consequences. For instance, Clark *et al.* (2007) showed that

introducing individual random effects in forest simulations to account for structured unexplained variability favored tree species coexistence.

If unobserved growth heterogeneity begins to receive concern (Clark 2010; Clark *et al.* 2011) and to be used to characterize species growth strategies (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One), unobserved mortality heterogeneity remains poorly explored. Yet, some studies in animal ecology showed that such latent heterogeneity in individual frailty within populations covaries with latent heterogeneity of other demographic processes (Cam *et al.* 2002). Given the strong link expected between tree growth and mortality, such covariations may likely be a common feature in forest tree stands. Accounting for how growth variations partition between observed and latent factors may thus greatly help us understanding tree mortality process that could otherwise appear highly stochastic. Last but not least, it has been shown that ignoring such latent heterogeneity can bias estimates of demographic responses (Zens & Peart 2003). Regarding mortality, such bias arises from the shift in cohort composition over time due to the progressive loss of frailer individuals (Service 2000; Cam *et al.* 2002; Aubry *et al.* 2011). As a result, mortality risk is generally underestimated for large forest trees (Zens & Peart 2003) and senescence mechanisms may even be hidden (Service 2000).

Another source of heterogeneity comes from inherent differences in species ecological strategies that are the result of long term selection processes. Some species are for instance known to be adapted to having a slow growth (Reich 2014). These species are also suspected to exhibit different mortality rates and different responses to competition (Sterck, Poorter & Schieving 2006; Valladares & Niinemets 2008; Wright *et al.* 2010). As an illustration, shade tolerant species are expected to have a rather low growth (even when competition is low) that trades-off with a low mortality (even when competition is high) allowing these species to coexist with light demanding species, even in the upper canopy strata. Observed heterogeneity in growth and mortality within forest stands may thus be used to characterize species ecological strategies. In this context, being able to unambiguously identify the impact of crowding and tree size on both growth and mortality processes is crucial to assess tropical tree species strategies diversity.

Our main objective in the present study is thus to show that introducing growth model components as explanatory variables in a survival model helps (1) disentangling direct and indirect effects of tree size and crowding on mortality, (2) partitioning observed and latent heterogeneity driving mortality risk variability within a tree community, (3) bringing new insights into the classical growth-mortality trade-off characterizing tree species shade tolerance, (4) improving prediction of individual mortality risk. We used growth predictions provided by a maximum likelihood mixed model (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One) as covariates in a maximum likelihood Cox proportional hazard survival model. We particularly explored the effects of (1) the species growth responses to deterministic factors hypothesized to catch the

indirect effects of tree size and crowding on mortality, and (2) the individual growth model component quantifying how each tree consistently deviates from its mean species response and hypothesized to catch the effect of unobserved drivers and intrinsic tree vigor. Both models were fitted to annual censuses of the fate (growth and survival) of c. 3,800 trees with stem girth ≥ 30 cm of 102 species over a 21-y period in a permanent tropical forest sample plot in the Western Ghats of India.

MATERIAL AND METHODS

Data

Our analysis is based on data from Uppangala Permanent Sampling Plots (UPSP; 12° 32' 15" N, 75° 39' 46" E) located at an elevation of 400-600 m AMSL in an undisturbed wet evergreen monsoon forest of the Pushpagiri Wildlife Sanctuary in the Western Ghats of India (Pélissier *et al.* 2011). The site is part of Kadamakal Reserve Forest, which comes under the *Dipterocarpus indicus*-*Kingiodendron pinnatum*-*Humboldtia brunonis* type of the low elevation dense moist evergreen forests of the region (Pascal & Pélissier 1996). The climate is warm throughout the year (mean annual temperature of c. 27°C) and characterized by a contrasted regime of precipitations that brings a mean annual rainfall of about 5100 mm from the Indian southwest monsoon, mainly concentrated from June to October (c. 90%) and followed by a dry season with 4 months with rainfall < 100 mm (see details in Pélissier *et al.*, 2011).

In this paper we used data from 5.07 ha in which 3870 trees above 10 cm girth at breast height (gbh) have been yearly surveyed between 1990 and 2013 thanks to permanent dendrometer bands allowing a theoretical precision of 0.2 mm on gbh measurements (Pélissier *et al.* 2011). For convenience in our interpretations, gbh were converted into diameter at breast height (dbh). The fate of all the trees was then assessed annually and the trees that died since previous survey were quoted, when possible, as "standing dead", "fallen", or "broken". We grouped the two last classes into a single one of "accidentally dead" trees. For 92 out of 551 dead trees the type of mortality was unspecified in the database. From the tree georeferencing we computed at each census date a crowding index based on local neighborhood of each tree, which reflects local competition. From our preliminary study of tree growth (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One), we chose as crowding index the local basal area within a 15-m radius (*ba*).

Out of the 582 dead trees observed over the period, 31 had to be excluded from the dataset because, due to early death, no growth observation was available for those trees. The same proportion of trees that were still living at the end of the period (174 out of 3286) was thus randomly excluded from the dataset to avoid estimation bias of mortality risks or rates.

Growth model

In a recent paper (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One), we introduced a linear mixed model that decomposed growth variability within each species in UPSP, into a part explained by covariates (dbh, ba15, local slope and local aspect), an individual effect (how an individual deviates consistently over time from its predicted growth response) and a date effect (accounting for synchronic temporal fluctuations). Equation 1 synthesizes our growth model formulation:

$$\Delta dbh_{ijt} = f_i(c_{ijt}) + indiv_{ij} + date_{it} + \varepsilon_{ijt} \quad \text{Eqn. 1}$$

where Δdbh_{ijt} is the annual diameter increment computed for each individual tree j of species i , as the difference between its diameter at t and $t-1$ divided by Δt in days to account for the slightly variable census intervals (from 305 to 426 days). The term $f_i(c_{ijt})$ is a linear combination of the covariates where parameters are species specific (species random effects on both the model intercept and the slope of covariates). This term represents the average growth response of species i given values of the covariates for tree j at time t . The term $indiv_{ij}$ is the individual random effect for tree j of species i , which represents how much the growth trajectory of that tree deviates consistently over time from species i average growth response. The term $date_{it}$ is the date random effect for species i at time t , and accounts for the synchronous growth variation at time t of all individual trees of species i . Finally, ε_{ijt} is the residual growth for tree j of species i at time t (assumed i.i.d.).

This approach allowed us to identify a variety of growth strategies among the 102 species that exhibited contrasted intra-specific growth variability patterns. Our present study focuses on the contribution of growth to improve mortality model performance. We more specifically tested the interest of using the growth model predictions as predictors of mortality, in particular when disaggregating the growth model into its different components (see Eqn. 1) expected to reflect different types of drivers (ontogeny, competition, tree vigor, etc.).

Survival model

In this study, we used the popular semi parametric Cox proportional hazard model (Cox 1972) to estimate how individual hazard changes among trees and over time. This method estimates in an efficient way the distribution of individual hazards relatively to a baseline hazard that is not estimated during the fitting process (but may be approached a posteriori by the Breslow's estimator of the baseline hazard; Breslow, 1972). The hazard can be interpreted as the

instantaneous probability that the event of interest occurs, estimated as the probability for a tree to die between t and $t + dt$, knowing a set of covariates, \mathbf{X} . Equation 2 gives the general form of the Cox proportional hazard model in which h represents the hazard at time t for an individual tree with covariate vector \mathbf{X} and h_0 represents the baseline hazard:

$$h(t|\mathbf{X}) = h_0(t) \exp(\beta_1 X_1(t) + \dots + \beta_p X_p(t)) \quad \text{Eqn. 2}$$

The ratio of two hazards when a single covariate (X_i) increases by one unit equals the exponential of the corresponding parameter (β_i). The exponential of a coefficient is thus interpreted as a multiplicative effect on the instantaneous risk of death when the covariate increases by one unit. It is noteworthy that working with ratios, makes estimating the baseline hazard not mandatory. We used as covariates various combinations of tree size (*dbh*), local crowding (*ba*), past observed growth (*obs.gr*) and of the growth model components (see Eqn 1) previously fitted on the same dataset. In order to make direct comparisons of the Cox model parameters, covariates were standardized before fitting the model. Table 1 gives the corresponding standard deviations that also represent how much each covariate raw value actually increases when the scaled covariate increases by one unit. Model selection was used to compare the predictive ability of the different combinations of covariates in the survival model (see next section).

In addition to the more rigorous analysis allowed by the Cox proportional hazard model as compared to a classical mortality rate estimator, Antón Fernández (2008) showed that Cox model including time dependent covariates such as crowding and tree size were able to better discriminate living and dead trees and explained more variability. We thus used the proportional hazard Cox model including time-varying covariates in order to identify mortality drivers and to quantify their effects among and within tree species. We also tested the contribution of adding

Table 1: Covariates mean and standard deviation. The standard deviation also represents how much the covariate increases when its scaled version increases by one unit.

Covariates	Mean	Standard deviation
dbh	23.3	17.6
ba15	43.7	14.9
obs.gr	0.153	0.273
mod.gr	0.153	0.173
f_i(c_{ij}t)	0.153	0.130
indiv_{ij}	0.000	0.118

species effects in these models by using mixed effect Cox models. Species were treated as random effects because of the high number of species in our dataset (many of which being rare). This approach forces rare species parameters to be in a realistic range driven by abundant species (Cnaan, Laird & Slasor 1997; Zuur *et al.* 2009).

Finally, in order to investigate to what extent “background” mortality (e.g. linked to senescence or competition) and “catastrophic” mortality (i.e. accidental mortality for instance caused by windthrows or landslides), as defined by Lugo & Scatena (1996), responded to similar drivers, we fitted the Cox models to two subsets of our full dataset (subscript “t”). The first subset contained living trees and trees that died standing to assess background mortality (subscript “b”) while the second subset contained living trees and trees that died accidentally, i.e. that were reported as broken or fallen in the database (subscript “c”).

Cox model does not provide straightforward probability of mortality that may be useful for discussion. We thus used the Breslow's estimator of the baseline hazard (Breslow 1972) to estimate (a posteriori) individual hazards from the previously fitted Cox models. Individual hazards were integrated over one year (under the assumption that covariates did not vary over this period) to estimate individual annual survival probabilities then converted into annual mortality probability to facilitate interpretations ($P_{\text{mortality}} = 1 - P_{\text{survival}}$).

Analysis

The outcome variable of a survival model being a time to event, we used a concordance index as a measure of predictive discrimination of Cox models (Gönen & Heller 2005). Concordance can be viewed as a generalization of the area under the ROC curve (AUC) when the outcome variable is not dichotomous. Harrell's c-index is defined as the probability of two predictions to be concordant with observations (Harrell Jr., Lee & Mark 1996). Two predictions are said concordant if the observed and predicted survival times are in the same order. Akaike Information Criteria (AIC) were also used to compare models in terms of goodness of fit and parsimony.

In order to explore species shade tolerance characteristics, we predicted growth at standardized conditions: for a small dbh of 10 cm at low or high local competition (*ba*) of 20 or 70 m².ha⁻¹ (respectively representing the 5th and 95th percentiles of the observed distribution of our crowding index). These growth predictions were then used to predict mortality.

All analyses were performed with the R statistical software (version 3.0.3, R Core Team, 2014) and the add-on packages lme4 (Bates *et al.*, 2014), survival (version 2.37-7, Therneau, 2014), coxme (version 2.2-3, Therneau, 2012) and pec (version 2.2.9, Mogensen, Ishwaran & Gerds 2012).

RESULTS

Modeled growth predicts survival better than observed growth

We first classically predicted mortality using tree size (*dbh*), local crowding (*ba*) and/or past observed tree growth (*obs.gr*) as covariates in survival models, and confirmed that these covariates improved the null Cox model AIC and concordance (models M1 to M3 in Tab. 2). Making these effects species specific (through species random effects) improved AIC and concordance of these Cox models, reflecting that species responded differently to tree size and local crowding or to past tree growth in terms of survival. Model M4, which included the three covariates together, did not converge.

Table 2: Model goodness of fit (AIC) and concordance index (Harrell's c-index). All the covariates have a significant effect ($p < 0.01$) on survival (results partly shown in Tab. 3). NAs indicate that models did not converge. NR indicates that AIC comparisons are non-relevant because models were not fitted on the same datasets. M9_b and M9_c have been fitted with different datasets corresponding to “background” and “accidental” mortality (see M & M). *ba15* and *dbh* respectively is the local basal area within a radius of 15 m around the cored tree. *obs.gr* and *mod.gr* respectively stand for “observed growth” and “modeled growth”. $f_i(c_{ijt})$ and $indiv_{ij}$ are respectively representing growth predicted by covariates at the species level and the individual growth effect (see Eqn 1). The date effect used in the growth model ($date_{it}$ in Eqn 1) does not appear here because it was not a significant predictor of survival and did not improve any model. The same survival models were fitted with and without species random effects.

		Without species effect		With species effects	
		AIC	Concordance	AIC	Concordance
M1	Null model (i.e. no covariate)	8902	0.500	8862	0.517
M2	<i>ba15</i> + <i>dbh</i>	8860	0.587	8829	0.595
M3	<i>obs.gr</i>	8872	0.653	8760	0.68
M4	<i>ba15</i> + <i>dbh</i> + <i>obs.gr</i>	NA	NA	NA	NA
M5	<i>mod.gr</i>	8665	0.712	8590	0.720
M6	$f_i(c_{ijt})$	8876	0.569	8849	0.561
M7	$indiv_{ij}$	8709	0.686	8622	0.691
M8	$f_i(c_{ijt}) + indiv_{ij}$	8600	0.734	8563	0.731
M9	$f_i(c_{ijt}) + indiv_{ij} + ba15 + dbh$	8567	0.737	NA	NA
M9 _b	$f_i(c_{ijt}) + indiv_{ij} + ba15 + dbh$	NR	0.829	NA	NA
M9 _c	$f_i(c_{ijt}) + indiv_{ij} + ba15 + dbh$	NR	0.694	NA	NA

Table 3: Estimated parameters for models M2, M3 and M9 in Tab. 2. Models M2 and M3 correspond to classical approaches of mortality (or survival) modeling while M9 corresponds to our approach. Covariates have been standardized (see Tab. 1) before fitting the models so that parameters comparison within and among models is straightforward.

	X	β	$\exp(\beta)$	$\exp(-\beta)$	Wald z	$\Pr(> z)$
M2	dbh	-0.152	0.859	1.164	-3.00	2.7e-03
	ba15	-0.230	0.795	1.258	-5.132	2.87e-07
M3	obs.gr	-0.173	0.842	1.188	-12.86	2.1e-16
M9	$f_i(c_{ijt})$	-0.839	0.432	2.314	-9.665	$< 2e-16$
	indiv _{ij}	-1.071	0.343	2.920	-13.68	$< 2e-16$
	dbh	0.171	1.187	0.824	3.136	0.00171
	ba15	-0.284	0.753	1.329	-5.843	5.11e-09

Including tree growth modeled with equation 1 (*mod.gr*) as a predictor improved the survival model AIC and concordance (model M5 in Tab. 2), especially when a species random effect was also included. The growth model components corresponding to the part explained by covariates and to the individual tree effect (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One) also largely improved model AIC and concordance when the two terms were used together (see models M6 to M8 in Tab. 2). However in this latter case (M8), a species random effect did not improve model concordance, meaning that the species-specific effects on survival was already accounted for by

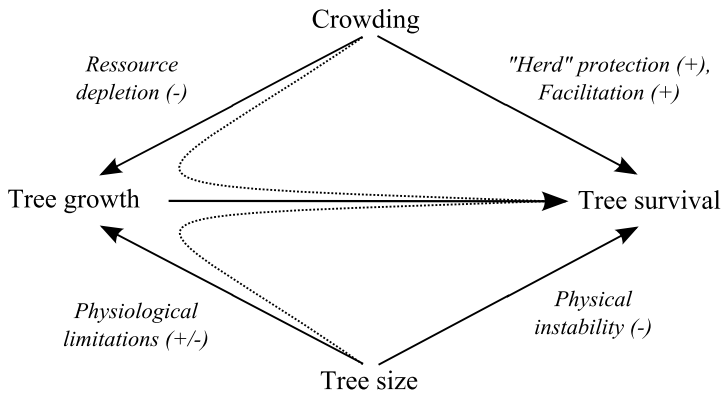


Figure 1: Schematic representation of the direct and indirect relationships between growth, mortality, tree size and competition. Dotted lines represent indirect effects while plain lines represent direct effects.

modeled growth. Adding tree size and local crowding index (M9) did not lead to convergence issues anymore (conversely to M4) and even slightly improved model AIC and concordance (Tab. 2). However parameter estimation could not converge when species effects were included in this last setting.

Parameter estimates change

Table 3 reports parameter estimates for the Cox models M2, M3 and M9 in Tab. 2. While using past observed growth (M3) provided a value of $\exp(\beta) = 0.824$ (Tab. 3), meaning that an increase of observed growth of one standardized unit (i.e. 0.273 cm.yr^{-1} , see Tab. 1) makes the instantaneous mortality risk to decrease by c. 20%. Using modeled growth components provided much smaller coefficients, i.e. higher reduction of instantaneous mortality risk when standardized predicted growth increases by 1 unit (see M9 in Tab. 3). More specifically, when the growth predicted by the covariates ($f_i(c_{ijt})$) increased by one standardized unit (i.e. 0.13 cm.yr^{-1}), the instantaneous risk of death decreased by c. 60% ($\exp(\beta) = 0.432$ in Tab. 3). Similarly, when the growth predicted by the individual effect ($indiv_{ij}$) increased by one standardized unit (i.e. 0.118

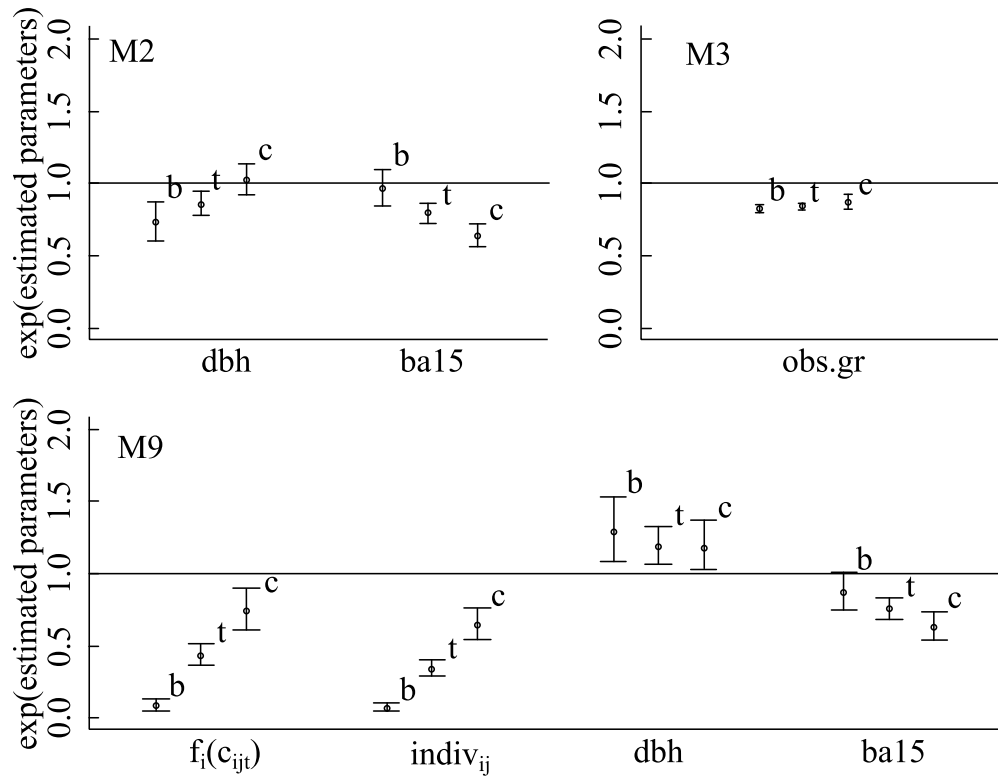


Figure 2: exponential of estimated parameters ($\exp(\beta)$) from model M2, M3 and M9 in Tab. 2. When covariate increases by one standard unit, death risk is multiplied $\exp(\beta)$. Covariates have been standardized to allow a straightforward comparison among parameters (standard deviations given in Tab. 1). Three datasets have been used for parameter estimation: “t” denotes the total dataset, “b” denotes the dataset with standing dead trees and “c” denotes the dataset with trees that died accidentally (broken or fallen: see M&M).

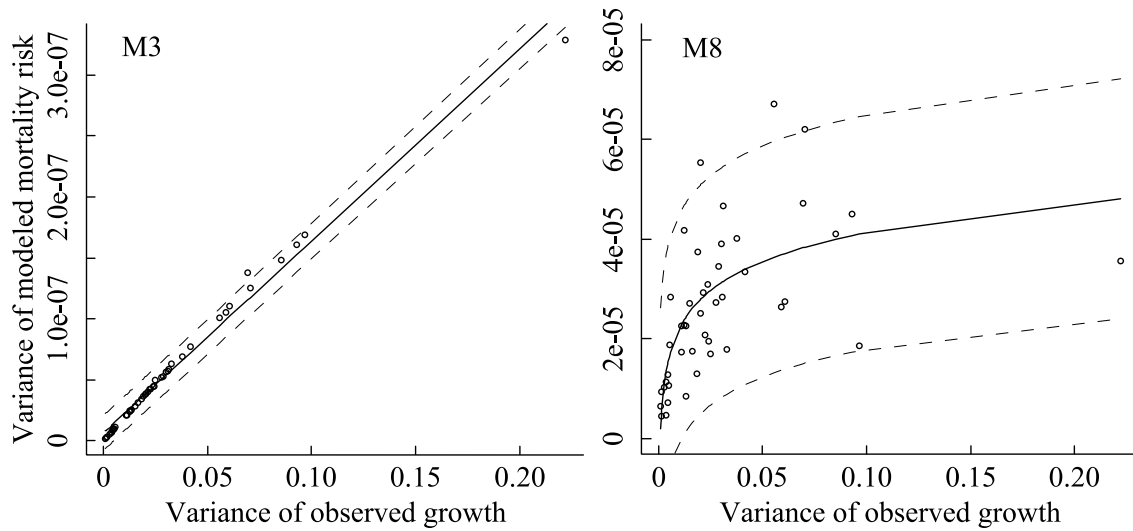


Figure 3: Link between the variance of observed growth and the variance of predicted annual mortality risk when observed growth is used as predictor of survival (left panel: M3) and when modeled growth components are used as predictor of survival (right panel: M8). The two Cox models used here contained no other covariates than the growth terms to avoid confusion between the effect of decomposing growth and the effect of having extra covariates. Plain lines represent linear regressions (simple in the left panel and with a log transformation of the covariate in the right panel). Dashed lines represent prediction intervals. Species with more than 10 trees only are represented to reduce the uncertainty of variance estimates (similar results are obtained when this threshold is increased up to species with more than 50 trees).

cm.yr⁻¹), the risk of death was divided by almost 3 ($\exp(\beta) = 0.343$). This reflects that individual survival was slightly more sensitive to the individual growth effect than to growth predicted by covariates. Parameter estimates associated with tree size (dbh) and local crowding (ba15) have changed when modeled growth was introduced in the survival model (M2 vs. M9 in Tab. 3). M2 predicted a decrease of the risk of death with tree size ($\exp(\beta) = 0.859$), while model M9 predicted an increase of this risk of death with tree size ($\exp(\beta) = 1.19$), by c. 20% for an increase of 1 standardized unit of dbh (i.e. 17.6 cm). Mortality risk was consistently predicted to decrease respectively by 25% ($\exp(\beta) = 0.753$ in M9) and 20% ($\exp(\beta) = 0.795$ in M3) when local crowding increased by one standardized unit (i.e. 14.9 m².ha⁻¹) in the two approaches.

Figure 2 reports parameters and their confidence intervals from the classical Cox models (M2 and M3) and from the Cox model including modeled growth components (M9). In the two classical models M2 and M3, parameter estimates did not differ significantly between mortality types (overlapping confidence intervals). Conversely, the non-overlapping confidence intervals for parameters related to growth model terms in M9 reflected that growth did not play the same role for trees that died standing and trees that died accidentally. Figure 2 shows that in M9, the values

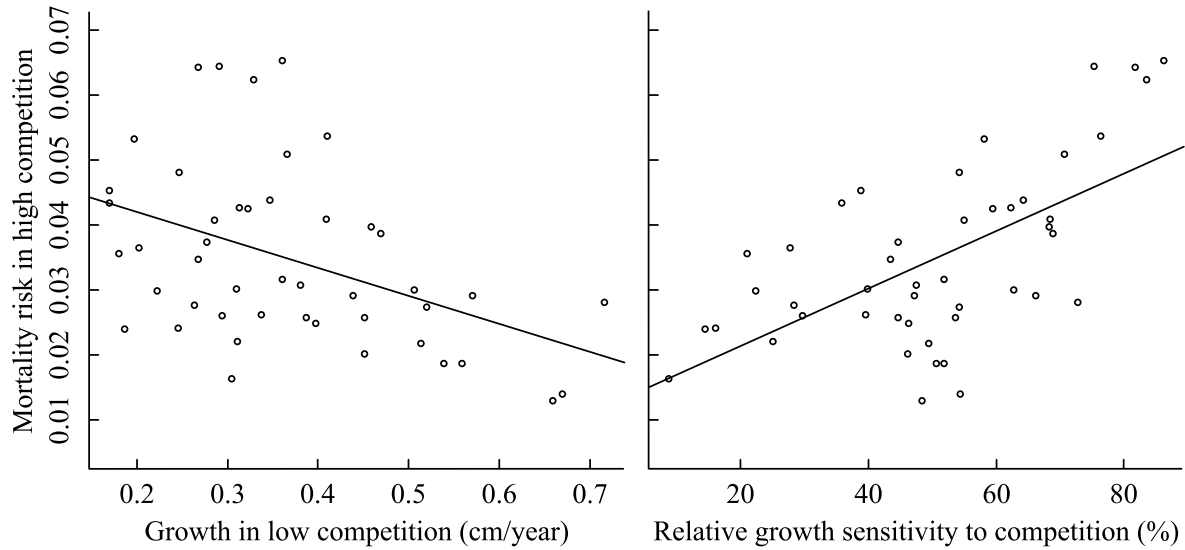


Figure 4: Mortality in high competition/crowding ($ba15 = 70 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$) according to growth in low competition/crowding ($ba15 = 20 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$) (left panel) or according to growth relative sensitivity to competition/crowding (right panel). Only species with more than 10 individuals are represented.

of $\exp(\beta)$ were much lower for trees that died standing, indicating a stronger dependence of background mortality on growth than of accidental mortality.

Mortality risk variability

As demonstrated above, modeled growth had a higher influence on individual mortality risk than observed growth or other covariates. As a consequence, model M9 predicted a higher variance of the mortality risk than model M3 (Fig. 3) and model M2 (result not shown). In addition, Fig. 3 illustrates that introducing two growth terms in the Cox model (M8), makes the link between species growth variability and mortality risk variability less constrained (higher degree of freedom in the relationship).

Finally, using modeled growth in conditions of high and low crowding allowed us to compare species mortality responses in conditions of extreme competition (see M&M) that are often used to define species shade tolerance (Valladares & Niinemets 2008; Gravel *et al.* 2010). Thus, we showed that species mortality risk in high crowding/competition was decreasing with growth in low crowding/competition ($F: 13.65, p\text{-value} < 0.001$), showed no significant change with species growth sensitivity to competition ($F: 0.25, p\text{-value} > 0.1$) and significantly increased with species relative growth sensitivity to competition ($F: 8.61, p\text{-value} < 0.001$) (Fig. 4). This means that

rather than the expected growth – mortality trade-off used to define shade tolerance, we observed a trade-off between mortality and species ability to respond to competition in terms of growth.

DISCUSSION

Disentangling mortality drivers

Growth related mortality drivers

We first confirmed that tree growth and mortality are strongly linked in our study site. It is widely accepted that growth is a proxy to tree vitality and thus can be considered as an important predictor of mortality (Bigler & Bugmann 2003; Wunder *et al.* 2008a; b; Rüger *et al.* 2011b): a decrease in tree vigor is associated with an increase of mortality. Whatever the approach used, our analysis confirmed this growth dependence of mortality. We showed that past observed growth was a significant predictor of mortality, but the fact that parameters (exponential of estimates) related to modeled growth were much lower than other parameters underlines that growth (modeled) is actually a stronger driver of mortality than it appeared with the classical approach (e.g. model M3). Modeling growth allowed us to disentangle ecologically relevant growth variability (i.e. explained by observed or latent heterogeneity) from measurement errors and imprecision (assumed to represent most of the growth model residuals, Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One) that may lead to biased parameter estimates and hamper the detection of important relationships (Antón Fernández 2008). In addition, in longitudinal studies like ours, it is difficult to identify precisely the exact time of death, due to the slow nature of the deperishment process characterizing a non-accidental tree death or to the difficulty to diagnose crown condition for less visible canopy trees. A null growth might then be observed between two censuses because the tree has already been dead for some times, resulting in introducing a bias in parameter estimation. Using modeled growth prevents these issues and we proved here that in turn, alive and dead trees were well-discriminated by our Cox model.

In addition, we showed that partitioning growth variability into a term predicted by covariates (i.e. explained by observed heterogeneity) and an individual effect (i.e. attributed to latent heterogeneity), largely improved the Cox model goodness of fit. These two growth components do not have the same ecological meaning. On the one hand, growth predicted by covariates (tree size and crowding) both describes the overall ability of a species to grow fast or slow and describes how individual trees respond to environmental heterogeneity (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One). The fact that species random effect did not improve our model means that the link between growth and mortality at the species or individual level can be explained by the same parameter. As a consequence, the relationship is unidirectional: when individual or species

growth decreases, individual or species mortality risk increases. Similar processes are thus likely driving the relationship between growth and mortality at the species and individual levels. We did not expect such a result because growth and mortality patterns at the species level are believed to result from long term selection processes, while at the individual level they are expected to depend more on current tree vigor. On the other hand, the individual effect reflects how a given tree deviates (consistently in time) from its species growth prediction in the same given conditions. This last term may reflect environmental heterogeneity influencing growth and not accounted for by the measured covariates. But it may also reflect genetic or life-history heterogeneity within tree populations. By disentangling this species level growth prediction and this individual relative performance, we greatly improved our Cox model ability to discriminate living and dead trees.

We showed that using modeled growth does not require the introduction of a species random effect in our Cox model even though the growth dependence of mortality is likely to be species specific (as suggested by the classical approach in which species random effect is relevant; see for instance (Rüger *et al.* 2011b). In our approach, species specific growth dependence of mortality appeared accounted for indirectly by the growth model terms (species specific modeling of growth). It follows that mortality risk and its variability also vary among species. The higher degree of freedom introduced by using two growth terms allowed a higher flexibility in the relationship between growth and mortality. As a result, using a species effect was not needed in the survival model. This suggests that, when growth features are correctly identified, the link between these proxy variables and mortality is likely to be the same for all the species. This result support our introductory hypothesis that fully exploiting information supplied by long growth series could allow getting deeper insights into the mortality process that first appeared scarcely described by survival data.

Finally, we expected survival to be predicted by the date effect estimated in the growth model. Such temporal fluctuations (synchronic among individuals) in growth have been hypothesized to reflect climatic effects (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One), which could have likely affected survival. It appeared that this temporal growth effect was not a significant predictor of survival. Nevertheless, we still believe that climate can play a key role in survival variability (Bigler *et al.* 2007; Newbery & Lingenfelder 2008; Allen *et al.* 2010; Phillips *et al.* 2010). It is likely to have a complex influence on survival. In particular, climatic events can have lagged effects on survival (Bigler *et al.* 2007), can influence survival only when repeated (Stringer *et al.* 1989), can interact with other factors such as site or tree size (Suarez, Ghermandi & Kitzberger 2004; Suarez & Sasal 2012; Ouédraogo *et al.* 2013) or can have nonlinear effects (Franklin, Shugart & Harmon 1987; Adams *et al.* 2009). Further investigations regarding the influence of climate on survival are needed to understand the mechanisms involved in the forest dynamics at Uppangala. In particular, massive mortality events are suspected to have occurred in the past whose effect still

imprints the current forest dynamics and could explain why stand basal area has increased by almost 10% (from 39.3m².ha⁻¹ to 43.2m².ha⁻¹) over the 21-y period.

Other mortality drivers

With the classical models M2 and M3, we could not simultaneously assess the effects of growth, tree size and crowding because of convergence issues. This problem did not occur when modeled growth was used in the Cox survival model, thus allowing us to disentangle these various effects on mortality. This probably reflects the higher identifiability of these correlated mortality drivers when growth is partitioned and do not include measurement errors (Carroll *et al.* 2012).

The parameter associated to tree size drastically changed when growth could be introduced in the model. In the simple model (M2), individual mortality risk was predicted to decrease with tree size while it was predicted to increase in the complete model (M9). In this latter model, tree size can be seen as having a direct and an indirect effect on mortality (Fig. 1). We showed in Le Bec *et al.* (accepted in PLoS One) that tree species in UPSP exhibited either an increase or decrease in growth with tree size (see Fig. 1 in Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One) which could result in either a positive or negative indirect effect of tree size on survival. In the meantime tree size is associated with senescence and physical instability issues (Hurst *et al.* 2011) that could result in a negative direct effect of tree size on survival. Using modeled growth allowed us to disentangle direct and indirect effects of tree size on survival, which could not be done with the classical approach because of convergence issues.

We also disentangled direct and indirect effects of crowding on mortality. Similarly to the effect of tree size, an increase in crowding predicted a decrease in tree growth, assumed to reflect the effect of competition, for almost all the species in UPSP (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One) thus having an indirect negative effect on tree survival. We conversely observed a positive direct effect of crowding on tree survival in model M9, which could reflect various mechanisms (Peters 2003; Fajardo & McIntire 2011). In particular, crowding is hypothesized to improve soil quality (Cavard *et al.* 2011), to contribute to physical stability of large trees (Hurst *et al.* 2011) or to mitigate climatic variations in the understory (Couralet *et al.* 2010) and thus to reduce mortality risk. In addition recent studies associated such a positive crowding or density dependence to mechanisms of herd protection (Wills 1996; Peters 2003) that links the presence of neighbors to a reduction in the transmission of species specific pathogens. Such opposite (or compensatory) effects of local crowding could explain that many studies reported limited impact of crowding on tree mortality in the tropics (Peters 2003; Das *et al.* 2011; Rüger *et al.* 2011b; Luo *et al.* 2012).

Finally, using different data subsets according to the type of mortality to fit our complete model (M9) significantly changed parameter estimates. It showed that background mortality (i.e. standing dead trees) was more sensitive to growth than accidental mortality events (fallen, broken

and crushed dead trees). In addition, it revealed that living and dead trees were better discriminated in the case of background mortality. This higher predictability of standing mortality is likely to result from the deterministic nature of this process. Conversely the other types of mortality probably represent more stochastic events (windthrows, secondary tree falls, soil instability, pathogen outbreaks, etc.) for which tree susceptibility appeared less predictable by growth. The fact that these mortality events were predictable by growth, to some extent, might reflect two phenomena. It may underline that tree susceptibility to accidental mortality is favored by a low growth (Franklin *et al.* 1987), but it may also reflect that even if a tree died standing, death might be recorded only once the tree falls or breaks (a tree standing dead can be confounded with an living tree in case of poor crown visibility).

Mortality and species ecological strategies

Tree mortality is an event that occurs only once for a given tree. Thus, conversely to the growth process, it is not possible to directly observe intraspecific variability of mortality risk (Clark 2007). The only solution is to identify mortality drivers and assess their variability within a population in order to infer mortality risk variability. This mortality risk variability refers to "observed" or "explained" mechanisms which are likely to be complemented by latent (or "unobserved", or "unexplained") processes (Aubry *et al.* 2011; Scranton 2012; Cam *et al.* 2013). Growth variability captured by the individual random effect can be considered as a proxy for such latent processes that operate on tree growth. Together with the fact that this growth term is an interesting predictor of mortality, our approach disentangled observed and latent mortality risk variability. As a result, we showed that the complete Cox survival model (M9) predicted higher mortality risk variability than the classical models in which confusion between factors typically led to loss power in detecting mortality drivers (Carroll *et al.* 2012).

Growth and mortality are two key processes driving forest dynamics and representing two major axes of differentiation among species, believed to contribute to maintain the high tree species diversity observed in the tropics. In a previous study (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One), we identified a large variety of growth strategies and highlighted that relative growth sensitivity to competition (change of growth in % with crowding) was a relevant axis of differentiation among species. In the present study, we highlighted that the links between growth and mortality were similar at the species and individual levels. In more details, we explored the link between growth under low competition and mortality under strong competition that is classically used to characterize species shade tolerance. This approach failed to identify the expected trade-off but is however consistent with our previous results: inherently slow growing species (also being those which are the slower under low competition) exhibit on average a higher mortality (even under strong competition). We believe that the concept of shade tolerance was developed based on a

rather limited number of emblematic species such as fast-growing pioneer or strict understorey slow-growing shade tolerant species that led to confuse species growth speed and species shade tolerance. Growth speed should not be used as an indicator of shade tolerance but more as scaling factor necessary to take into account in order to unambiguously characterize species ecological strategies. Le Bec *et al.* (accepted in PLoS One) showed that, in order to avoid confusion between species inherent growth and species ability to cope with competition, one should look at how species may change its growth in proportion (“species relative competition sensitivity”) rather than how growth changes in absolute value. We showed here that there was a positive link between species relative competition sensitivity and mortality under strong competition. In other words, species that most react (qualitatively) to competition in terms of growth are also the one exhibiting the higher mortality risk under strong competition.

CONCLUDING REMARKS

The main conclusion of our work is that using the large amount of information available on growth helps understanding scarce mortality data because a strong link exists between those two processes. Modeling growth and structuring its observed and latent components thus helps identifying growth features that drive mortality. However, classical survival time predictions made from logistic regressions or survival models do not take into account the dynamic and endogenous nature of mortality determinants (Rizopoulos 2012). For instance, dbh monotonically increases along a tree life, and in turn, growth also changes (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One; Rüger *et al.* 2011a). Predicting survival time based on fixed covariates thus becomes unrealistic and biases because all individuals might not exhibit the same covariate evolution. To overcome this issue, a solution would be to model jointly the evolution of the covariate and the survival time. Joint models allow dynamical predictions (Rizopoulos 2012) in which the evolution of the mortality determinants (growth rate in our case) is predicted jointly with the survival time that intrinsically depends on it (and vice-versa). Such an approach has been developed and commonly used in medical research to predict patient survival based on time varying biomarkers. Studying the link between tree growth and mortality falls within the same framework. However, really few studies have tried to introduce these techniques in ecology but given the advances it allowed in medical sciences, it appears as a promising way to better identify in an unbiased way the most relevant growth features that could predict tree mortality (Lee *et al.* 2011).

REFERENCES

- Adams, H.D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G.A., Villegas, J.C., Breshears, D.D., Zou, C.B., Troch, P.A. & Huxman, T.E. (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 7063–7066.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A. & Cobb, N. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660–684.
- Antón Fernández, C. (2008) *Towards Greater Accuracy in Individual-Tree Mortality Regression*. Doctoral dissertation, Michigan Technological University, Houghton, Michigan.
- Aubry, L.M., Cam, E., Koons, D.N., Monnat, J.-Y. & Pavard, S. (2011) Drivers of age-specific survival in a long-lived seabird: contributions of observed and hidden sources of heterogeneity: Reproduction and survival trade-offs in the Kittiwake. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 375–383.
- Bates D., Maechler M., Bolker B. and Walker S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-6. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bigler, C. & Bugmann, H. (2003) Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research*, **33**, 210–221.
- Bigler, C., Gavin, D.G., Gunning, C. & Veblen, T.T. (2007) Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos*, **116**, 1983–1994.
- Breslow, N.E. (1972) Contribution to the discussion of the paper by DR Cox. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **34**, 216–217.
- Cam, E., Gimenez, O., Alpizar-Jara, R., Aubry, L.M., Authier, M., Cooch, E.G., Koons, D.N., Link, W.A., Monnat, J.-Y., Nichols, J.D., Rotella, J.J., Royle, J.A. & Pradel, R. (2013) Looking for a needle in a haystack: inference about individual fitness components in a heterogeneous population. *Oikos*, **122**, 739–753.
- Cam, E., Link, W.A., Cooch, E.G., Monnat, J.-Y. & Danchin, E. (2002) Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist*, **159**, 96–105.

- Carroll, R.J., Ruppert, D., Stefanski, L.A. & Crainiceanu, C.M. (2012) *Measurement Error in Nonlinear Models: A Modern Perspective*. CRC press.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H.Y.H., Paré, D., Laganière, J. & Brassard, B. (2011) Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos*, **120**, 1683–1695.
- Chaubert-Pereira, F., Caraglio, Y., Lavergne, C. & Guédon, Y. (2009) Identifying ontogenetic, environmental and individual components of forest tree growth. *Annals of Botany*, **104**, 883–896.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. (1992) Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological monographs*, **62**, 315–344.
- Clark, J. (2010) Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science*, **327**, 1129–1132.
- Clark, J.S. (2007) *Models for Ecological Data: An Introduction*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Clark, J.S., Bell, D., Chu, C., Courbaud, B., Dietze, M., Hersh, M., HilleRisLambers, J., Ibáñez, I., LaDeau, S., McMahon, S., Metcalf, J., Mohan, J., Moran, E., Pangle, L., Pearson, S., Salk, C., Shen, Z., Valle, D. & Wyckoff, P. (2010) High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecological Monographs*, **80**, 569–608.
- Clark, J.S., Bell, D.M., Hersh, M.H., Kwit, M.C., Moran, E., Salk, C., Stine, A., Valle, D. & Zhu, K. (2011) Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity: Individual-scale variation, species-scale differences. *Ecology Letters*, **14**, 1273–1287.
- Clark, J.S., Dietze, M., Chakraborty, S., Agarwal, P.K., Ibanez, I., LaDeau, S. & Wolosin, M. (2007) Resolving the biodiversity paradox. *Ecology Letters*, **10**, 647–659.
- Cnaan, A., Laird, N.M. & Slasor, P. (1997) Tutorial in biostatistics: using the general linear mixed model to analyse unbalanced repeated measures and longitudinal data. *Stat Med*, **16**, 2349–2380.
- Condit, R. (2006) The Importance of Demographic Niches to Tree Diversity. *Science*, **313**, 98–101.
- Couralet, C., Sterck, F.J., Sass-Klaassen, U., Van Acker, J. & Beeckman, H. (2010) Species-Specific Growth Responses to Climate Variations in Understory Trees of a Central African Rain Forest. *Biotropica*, **42**, 503–511.

- Cox, D.R. (1972) Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society*, **34**, 187–220.
- Das, A., Battles, J., Stephenson, N.L. & van Mantgem, P.J. (2011) The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1203–1213.
- Denslow, J.S. (1987) Tropical rainforest gaps and species diversity. *Annual review of ecology and systematics*, **18**, 431–451.
- Fajardo, A. & McIntire, E.J.B. (2011) Under strong niche overlap conspecifics do not compete but help each other to survive: facilitation at the intraspecific level: Intraspecific facilitation in *Nothofagus pumilio*. *Journal of Ecology*, **99**, 642–650.
- Franklin, J.F., Shugart, H.H. & Harmon, M.E. (1987) Tree Death as an Ecological Process. *BioScience*, **37**, 550–556.
- Gillner, S., Rüger, N., Roloff, A. & Berger, U. (2013) Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management*, **302**, 372–378.
- Gönen, M. & Heller, C. (2005) Concordance probability and discriminatory power in proportional hazards regression. *Biometrika*, **92**, 965–970.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2010) Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos*, **119**, 475–484.
- Harrell Jr, F.E., Lee, K.L. & Mark, D.B. (1996) Multivariate prognostic models: issues in developing models, evaluating assumptions and adequacy, and measuring and reducing errors. *Statistics in Medicine*, **15**, 361–387.
- Hérault, B., Bachelot, B., Poorter, L., Rossi, V., Bongers, F., Chave, J., Paine, C., Wagner, F. & Baraloto, C. (2011) Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology*, **99**, 1431–1440.
- Hurst, J.M., Allen, R.B., Coomes, D.A. & Duncan, R.P. (2011) Size-Specific Tree Mortality Varies with Neighborhood Crowding and Disturbance in a Montane *Nothofagus* Forest (ed HYH Chen). *PLoS ONE*, **6**, e26670.
- Hurst, J.M., Stewart, G.H., Perry, G.L.W., Wiser, S.K. & Norton, D.A. (2012) Determinants of tree mortality in mixed old-growth *Nothofagus* forest. *Forest Ecology and Management*, **270**, 189–199.
- Kaufmann, M.R. (1996) To live fast or not: growth, vigor and longevity of old-growth ponderosa pine and lodgepole pine trees. *Tree Physiology*, **16**, 139–144.

- Le Bec, J., B. Courbaud, G. Le Moguédec, and R. Pélissier. Characterizing tropical tree species growth strategies: learning from inter-individual variability and scale invariance. *accepted in PLoS One*.
- Lee, T.C.K., Zeng, L., Thompson, D.J.S. & Dean, C. (2011) Comparison of imputation methods for interval censored time-to-event data in joint modelling of tree growth and mortality. *Canadian Journal of Statistics*, **39**, 438–457.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T.R., Brown, S., Graham, A.W., Higuchi, N., Hilbert, D.W., Laurance, W.F. & others. (2004) Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, **92**, 929–944.
- Losos, E. & Leigh, E.G. (2004) Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Large-Scale Plot Network, University of Chicago Press. Chicago.
- Lugo, A.E. & Scatena, F.N. (1996) Background and Catastrophic Tree Mortality in Tropical Moist, Wet and Rain forests. *Biotropica*, **28**, 585–599.
- Luo, Z., Mi, X., Chen, X., Ye, Z. & Ding, B. (2012) Density dependence is not very prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, **121**, 1239–1250.
- Mogensen, U.B., Ishwaran, H. & Gerds, T.A. (2012) Evaluating random forests for survival analysis using prediction error curves. *Journal of Statistical Software*, **50**, 1–23.
- Newbery, D.M. & Lingenfelder, M. (2008) Plurality of tree species responses to drought perturbation in Bornean tropical rain forest. *Plant Ecology*, **201**, 147–167.
- Ouédraogo, D.-Y., Mortier, F., Gourlet-Fleury, S., Freycon, V. & Picard, N. (2013) Slow-growing species cope best with drought: evidence from long-term measurements in a tropical semi-deciduous moist forest of Central Africa (ed M Turnbull). *Journal of Ecology*, **101**, 1459–1470.
- Pascal, J.-P. & Pélissier, R. (1996) Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 195–218.
- Pélissier, R., Pascal, J.-P., Ayyappan, N., Ramesh, B.R., Aravajy, S. & Ramalingan, S.R. (2011) Tree demography in an undisturbed Dipterocarp permanent sample plot at Uppangala, Western Ghats of India. *Ecological Archives*, **92**, 17.
- Peters, H.A. (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, **6**, 757–765.

- Phillips, O.L., van der Heijden, G., Lewis, S.L., López-González, G., Aragão, L.E.O.C., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Almeida, S., Dávila, E.A., Amaral, I., Andelman, S., Andrade, A., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Blanc, L., Bonal, D., de Oliveira, Á.C.A., Chao, K.-J., Cardozo, N.D., da Costa, L., Feldpausch, T.R., Fisher, J.B., Fyllas, N.M., Freitas, M.A., Galbraith, D., Gloor, E., Higuchi, N., Honorio, E., Jiménez, E., Keeling, H., Killeen, T.J., Lovett, J.C., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Vargas, P.N., Patiño, S., Peh, K.S.-H., Cruz, A.P., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez, H., Rudas, A., Salamão, R., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Ferry Slik, J.W., Sonké, B., Thomas, A.S., Stropp, J., Taplin, J.R.D., Vásquez, R. & Vilanova, E. (2010) Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, **187**, 631–646.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reich, P.B. (2014) The worldwide fast-slow plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, **102**, 275–301.
- Rizopoulos, D. (2012) Joint Models for Longitudinal and Time-to-Event Data: With Applications in R. Chapman and Hall, Boca Raton.
- Rüger, N., Berger, U., Hubbell, S.P., Vieilledent, G. & Condit, R. (2011a) Growth Strategies of Tropical Tree Species: Disentangling Light and Size Effects. *PLoS ONE*, **6**, e25330.
- Rüger, N., Huth, A., Hubbell, S.P. & Condit, R. (2011b) Determinants of mortality across a tropical lowland rainforest community. *Oikos*, **120**, 1047–1056.
- Scranton, K. (2012) Individual Heterogeneity in Life History Processes: Estimation and Applications of Demographic Models to Stage-Structured Arthropod Populations. Doctoral dissertation, University of California, Berkeley.
- Service, P.M. (2000) Heterogeneity in individual mortality risk and its importance for evolutionary studies of senescence. *The American Naturalist*, **156**, 1–13.
- Shao, J. & Zhong, B. (2003) Last observation carry-forward and last observation analysis. *Statistics in medicine*, **22**, 2429–2441.
- Sterck, F.J., Poorter, L. & Schieving, F. (2006) Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. *The American Naturalist*, **167**, 758–765.
- Stringer, J.W., Kimmer, T.W., Overstreet, J.C. & Dunn, J.P. (1989) Oak Mortality in Eastern Kentucky. *Southern Journal of Applied Forestry*, **13**, 89–91.
- Suarez, M.L. & Sasal, Y. (2012) Drought-induced mortality affects understory vegetation: release after death. *Ecological Research*, **27**, 715–724.

- Suarez, M.L., Ghermandi, L. & Kitzberger, T. (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus*-site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, **92**, 954–966.
- Therneau T. (2012). coxme: Mixed Effects Cox Models.. R package version 2.2-3. <http://CRAN.R-project.org/package=coxme>
- Therneau T. (2014). A Package for Survival Analysis in S. R package version 2.37-7, <http://CRAN.R-project.org/package=survival>
- Tilman, D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 10854–10861.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 237–257.
- Van der Meer, P.J. & Bongers, F. (1996) Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology*, **84**, 19–29.
- Vaupel, J.S., Manton, K.G. & Stallard, E. (1979) The Impact of Heterogeneity in Individual Frailty on the Dynamics of Mortality. *Demography*, **16**, 439–454.
- Wills, C. (1996) Safety in diversity. *New Scientist*, 38–42.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S. & others.(2010) Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, **91**, 3664–3674.
- Wunder, J., Brzeziecki, B., Żybura, H., Reineking, B., Bigler, C. & Bugmann, H. (2008a) Growth–mortality relationships as indicators of life-history strategies: a comparison of nine tree species in unmanaged European forests. *Oikos*, **117**, 815–828.
- Wunder, J., Reineking, B., Bigler, C. & Bugmann, H. (2008b) Predicting tree mortality from growth data: how virtual ecologists can help real ecologists. *Journal of Ecology*, **96**, 174–187.
- Wyckoff, P.H. & Clark, J.S. (2000) Predicting tree mortality from diameter growth: a comparison of maximum likelihood and Bayesian approaches. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**, 156–167.
- Ye, W., Lin, X. & Taylor, J.M.G. (2008) Semiparametric Modeling of Longitudinal Measurements and Time-to-Event Data-A Two-Stage Regression Calibration Approach. *Biometrics*, **64**, 1238–1246.

Zens, M.S. & Peart, D.R. (2003) Dealing with death data: individual hazards, mortality and bias. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 366–373.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Savaliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.

Annexe 3 : Le Bec *et al.* (in prep for The American Naturalist)

Joint modeling of tree growth and mortality accounts for
variable ontogenetic selection in heterogeneous tropical tree
populations

Jimmy Le Bec^{1,2*}, Benoit Courbaud³, Gilles Le Moguédec⁴, Raphaël Pélissier^{1,5}

¹ IRD, UMR AMAP, 34398 Montpellier cedex 05, France

² AgroParisTech, 75005 Paris, France

³ IRSTEA, UR EM, 38402 Saint-Martin-d'Hères cedex, France

⁴ INRA, UMR AMAP, 34398 Montpellier cedex 05, France

⁵ Institut Français de Pondichéry, Puducherry, 605001 India.

Correspondence author: Jimmy LE BEC: jimmy.lebec@gmail.com

Key-words: Cox proportional hazard survival model, Indian Western Ghats, joint model of longitudinal and time-to-event data, linear mixed model, ontogenetic selection, population heterogeneity, tropical forest, Uppangala Permanent Sample Plots.

ABSTRACT

Growth and mortality, two important demographic processes of the forest dynamics, have usually been analyzed separately despite their endogenous relationship due to the dependence on secondary growth for trees to replace their conductive tissues and thus to survive. In addition, if heterogeneity (i.e. inter-individual variability) within populations has been frequently considered in tree growth studies, it has usually been ignored in mortality studies. Heterogeneity as however been shown to potentially introduce serious bias in mortality risk estimations, especially for large trees. Therefore, separate analyses of growth and mortality, although useful, may not be able to provide adequate answers to some important research questions on heterogeneous tree population dynamics. In this study, we used an appropriate method to model jointly tree diameter growth and mortality in order to account properly for the nature of the relationship between these two

variables and for the heterogeneity in mortality risk within tropical tree species populations. The joint model comprised a linear mixed model of the longitudinal tree diameter growth and a Cox proportional hazard model of tree survival in an undisturbed wet evergreen monsoon forest in the Western Ghats of India, annually surveyed for more than 20 years. We applied the joint modeling framework to four common species that differ in the potential forest strata they occupy at maturity: emergent, canopy, sub-canopy and understory. By comparing the survival function fitted at the population level to the average individual survival function predicted for a cohort of small trees, we show that the observed populations were likely to have experienced a selection of the less frail individuals along ontogeny that varied in intensity among the four species. These results suggest that strong biases might appear in forest dynamics models that do not properly account for the growth dependence of mortality in heterogeneous tree populations.

INTRODUCTION

Growth and mortality are important demographic processes of the forest dynamics. In particular, they are involved in the dynamics of carbon stock (Saleska 2003), they have important evolutionary implications (Franklin, Shugart & Harmon 1987; Service 2000) and they play a central role in species turn over patterns (Lewis *et al.* 2004) and thus in species coexistence mechanisms (Magurran & Henderson 2010; Swenson *et al.* 2012).

Modeling mortality often raises more difficulties than modeling growth because of the relative scarcity of mortality data compared to long time-series of tree growth. However many studies emphasized the tight link between these two processes, suggesting that the higher amount of information contained in growth data may be useful to better understanding mortality (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology). Tree growth has frequently been used as covariate in mortality models and interpreted as a proxy for tree vigor (Bigler & Bugmann 2003). It remains that classical modeling approaches usually explain rather poorly mortality (Antón Fernández 2008) and may produce bias estimates of parameters in case of heterogeneous populations (Service 2000; Zens & Peart 2003) as a result of selection of the less frail individuals as they age. While frailer individuals tend to die earlier, the composition of the population changes and thus observed mortality rate does not reflect anymore the true underlying mortality risk of cohorts of individual trees. In particular, the baseline mortality risk may be underestimated for large (i.e. old) trees, leading to overestimate the predicted survival of the cohort as tree grow. This phenomenon of “cohort selection” is increasingly appreciated as a confounding factor in studies of senescence but, to our knowledge, has never been described regarding tree populations (Zens & Peart 2003).

There are well-established methods for analyzing longitudinal measurements and time-to-event data separately, such as linear mixed effects models for longitudinal data and the Cox

proportional hazard model for survival data. However, analyzing separately tree growth and mortality and using growth as a predictor of mortality raise methodological challenges to properly account for the particular nature of the dependence between these two variables (Prentice 1982; Tsiatis, Degruetola & Wulfsohn 1995; Kalbfleisch & Prentice 2002; Rizopoulos 2012). Some authors have shown that separate modeling could even lead to important bias (Kalbfleisch & Prentice 2002; Guo & Carlin 2004). Faucett & Thomas (1996) thus proposed a method known as joint modeling of longitudinal and time-to-event data. This approach developed and now widely used in medical research (Jacqmin-Gadda, Thiébaud & Dartigues 2004; Proust-Lima *et al.* 2009; Dantan *et al.* 2011) has rarely been used in ecology (Cam *et al.* 2002; Kendall *et al.* 2011), despite the similarities of the research questions (e.g. linking a longitudinal measure of a biomarker to survival of patients, Lin *et al.* 2002). Joint models have been shown to reduce bias in parameter estimates by properly accounting for the dependence between the longitudinal covariate and the time to event. This method also provides an important advantage over separate analysis, that is, the possibility of making dynamic predictions of survival, i.e. of taking into account the predicted evolution of the longitudinal variable.

In this study we used demographic data from four abundant species that represents the vertical structure in a permanent tropical forest sample plot in the Western Ghats of India. Annual surveys conducted between 1990 and 2011 provided data used to model jointly tree growth and survival in order to address the following questions: I) Is the joint model actually performing better than the separate modeling approach to featuring mortality growth-dependence? II) Does accounting for mortality lead to modify growth and survival model parameters? III) Is the hypothesized shift in the (frailty) composition within a population along its ontogenetic gradient a major phenomenon?

MATERIAL AND METHODS

Data

Our analysis is based on data from Uppangala Permanent Sampling Plots (UPSP; 12° 32' 15" N, 75° 39' 46" E) located at an elevation of 400-600 m AMSL in an undisturbed wet evergreen monsoon forest of the Pushpagiri Wildlife Sanctuary in the Western Ghats of India (Pélissier *et al.* 2011). The site is part of Kadamakal Reserve Forest, which comes under the *Dipterocarpus indicus*-*Kingiodendron pinnatum*-*Humboldtia brunonis* type of the low elevation dense moist evergreen forests of the region (Pascal & Pélissier 1996). The climate is warm throughout the year (mean annual temperature of c. 27°C) and characterized by a contrasted regime of precipitations that brings a mean annual rainfall of about 5100 mm from the Indian southwest

monsoon, mainly concentrated from June to October (c. 90%) and followed by a dry season with 4 months with rainfall < 100 mm (see details in Pélissier *et al.*, 2011).

Our study focuses on four abundant species in this forest, *Vateria indica* L., *Palaquium ellipticum* (Dalz.) Baill, *Knema attenuate* (J.Hk. & Th.) Warb. And *Humboldtia brunonis* Wall., each belonging to one of the four vertical forest strata (emergent, canopy, sub-canopy and understorey, respectively). These species represent more than 42% of the total number of trees in UPSP and may thus be considered as good representatives of the community structure. A total of 1663 trees above 10 cm girth at breath height (gbh) of these species have been yearly surveyed between 1990 and 2011 thanks to permanent dendrometer bands allowing a theoretical precision of 0.2 mm on gbh measurements (Pélissier *et al.* 2011). For convenience in our interpretations, gbh were converted into diameter at breath height (*dbh*).

The fate of all the trees (dead/alive) was thus assessed annually. From the tree georeferencing, we computed at each census date a crowding index based on the local neighborhood of each tree, which reflects local competition. From a preliminary study of tree growth (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One), we chose as crowding index the local basal area within a 15-m radius (*ba*). Similarly, local terrain slope and aspect were available for all the trees based on their locations. In total, we used 35724 observations of growth and fate of 1663 trees (659 *V. indica*, 192 *P. ellipticum*, 222 *K. attenuata* and 590 *H. brunonis*), among which 196 have died over the census period (Table 1 for a summary of species attributes).

Modeling the repeated growth measurements

Modeling a variable that has been repeatedly measured (i.e. longitudinal variable) typically requires special treatment to account for the non-independence of observations. Linear mixed model with an individual random effect is a classical method to account for this kind of correlation in data (with repeated measures on the same individuals). In a previous work, we proposed and discussed a linear mixed model of tree growth based on the same data set (Le Bec

Table 1: Summary of species demographic attributes

Species	Potential strata	Mean growth \pm sd (cm.year ⁻¹)	Annual mortality rate (%)	Abundance	Mean dbh \pm sd (cm)
Vateria indica	Emergent	0.26 \pm 0.30	0.49 \pm 0.34	659	30.1 \pm 22.9
Palaquium ellipticum	Canopy	0.10 \pm 0.15	1.1 \pm 0.8	192	17.9 \pm 11
Knema attenuata	Sub-canopy	0.12 \pm 0.19	1.1 \pm 0.59	222	23 \pm 10.5
Humboldtia brunonis	Understorey	0.03 \pm 0.10	0.92 \pm 0.54	590	11.9 \pm 2.1

et al. accepted in PLoS One). This model was fitted at the community level and included species random effects to account for species-specific growth responses to covariates, as well as a date random effect to account for synchronic growth fluctuations within populations and an individual random effect to account for how much an individual tree growth deviated consistently over time from growth predicted at the species level by covariates. In this setting, the individual random effect accounted for the correlation of repeated measurements.

Here we used the same set of covariates in a simplified species-specific model with only an individual random effect:

$$\Delta dbh_{it} = \mathbf{x}_{it} * \mathbf{a} + \gamma_i + \varepsilon_{it} \quad \text{Eqn. 1}$$

where Δdbh_{it} is the annual diameter increment of a given species computed for each individual tree i , as the difference between its diameter at t and $t-1$ divided by Δt in days to account for the slightly variable census intervals (from 305 to 426 days). Design vectors \mathbf{x}_{it} contains observed covariates related to the fixed effects associated to coefficients in vector \mathbf{a} . The individual random effect and the residual growth for tree i are respectively represented by γ_i et ε_{it} . The full set of covariates identified as relevant to model growth in UPSP (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One) had the following structure:

$$\mathbf{x}_{it} * \mathbf{a} = \begin{bmatrix} 1 \\ slope_{ij} \\ \sin(aspect_{ij}) \\ \log(dbh_{ijt-1}) \\ dbh_{ijt-1} \\ \log(ba_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times \log(dbh_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times dbh_{ijt-1} \end{bmatrix}^T \times \begin{bmatrix} b \\ c \\ d \\ e \\ f \\ g \\ h \\ k \end{bmatrix}$$

Covariates were selected among this set using a backward selection procedure based on likelihood ratio tests to retain only the significant covariates in each of the four species-specific growth models.

Modeling death event

Tree mortality has classically been modeled using logistic regressions, probably because it provides easily interpretable parameters (Rose *et al.* 2006; Antón Fernández 2008), but it has some strong limitations. In particular, it does not fully use available data in case of repeated measurements since only the last observation for each tree (dead or alive) is considered and either the last known value of the covariate (“Last-observation carried forward”) or their average value over the period is usually used. This observation raises two issues. First, logistic regression usually neglects the time-varying nature of covariates because it does not allow direct use of repeated measurements. Repeated observations at the individual level are highly correlated but classical tools used to account for such a correlation in data (i.e. mixed models with individual effects) are not applicable to this kind of unique event data. However, using an individual random effect in a logistic model of tree mortality would result in a confusion between the realization of the event classically given by a probability and individual susceptibility to die, also referred as individual frailty (Clark *et al.* 2007). Second, classical logistic regression neglects the fact that a tree may have died rather at the beginning or at the end of the observation period, which may contain important information, especially when time-series are long.

An alternative is to model the survival time using survival analysis techniques. These methods are based on estimating a survival function S describing the distribution of a variable, say T^* , that represents the time to death event. It reflects the probability that tree death would not occur until a particular time point t :

$$S(t) = Pr(T^* > t) = \int_t^{\infty} p(s)ds \quad \text{Eqn. 2}$$

Where $p(S)$ is the probability density function associated to the occurrence of the event. Another important function involved in survival analysis is the hazard function that gives the instantaneous risk of death between t and $t + dt$ given that the individual was alive at t :

$$h(t) = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{Pr(t \leq T^* < t+dt | T^* \geq t)}{dt}, \quad t > 0 \quad \text{Eqn. 3}$$

which is related to the survival function by the following relationship:

$$S(t) = \exp\{-H(t)\} = \exp\left\{-\int_0^t h(s)ds\right\} \quad \text{Eqn. 4}$$

There are numerous estimation procedures for the survival and hazard functions, each with its own advantages and drawbacks. The semi-parametric Cox proportional hazard model is a survival model that has been frequently used in medical science and ecology, but rarely applied to trees, (Antón Fernández 2008). It provides a convenient interpretation of the process by decomposing the hazard function (eqn 5) into a term that depends only on time, the baseline hazard, $h_0(t)$, multiplied by a term that depends only on a linear combination of covariates Y_i observed for tree i (associated with parameters vector \mathbf{q}) that may change in time but that always have the same effect (proportionality assumption).

$$h(t, Y_i) = h_0(t) \exp(Y_i^T * \mathbf{q}) \quad \text{Eqn. 5}$$

$$\frac{h(t, Y_1)}{h(t, Y_2)} = \frac{h_0(t) \exp(Y_1^T * \mathbf{q})}{h_0(t) \exp(Y_2^T * \mathbf{q})} = \frac{\exp(Y_1^T * \mathbf{q})}{\exp(Y_2^T * \mathbf{q})} \quad \text{Eqn. 6}$$

Cox model parameters are estimated thanks to hazard ratio (eqn 6), which means that the baseline hazard function does not appear in the likelihood formulation and is thus left unspecified, making the Cox model flexible. Equations 5 & 6 also highlights that the Cox model provides easy interpretation of parameters: when a covariate increases by one unit, the individual hazard is multiplied by the exponential value of the corresponding coefficient.

As evidenced in these formulations, time is the defining component of survival methods. Hence, the major obstacle cited as limiting the application of survival analysis to forest studies is the lack of specific tree ages (Flewellling & Monserud 2002). However, knowledge of age is not necessary for implementation of survival analyses (Allison 1985). Any measurement unit that indicates changes in an individual's status between re-measurements may replace the traditional survival analysis variables of age and time. Whereas medical studies may determine survival functions for demographic cohorts across calendar years, forest survival functions may be determined for *dbh* (Harcombe 1987). Among the few studies of tree mortality using survival analysis, very few have used *dbh* as a temporal scale in spite of a clear improvement in predicting mortality (Woodall, Grambsch & Thomas 2005).

Survival analysis thus allows using time dependent covariates such as tree diameter growth. However, this variable might be highly contaminated by measurement errors, especially close to

the recorded death time. For instance, it is likely that the exact time of death could have been missed for some trees (in particular because of lack of visibility of the crown), leading to keep monitoring tree growth for at least one year while the tree is actually dead. It results in an artificially low growth recorded for some trees before their death that might strongly influence the survival model parameter, making growth appear as a stronger predictor of mortality than it really is (also discussed in Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology). More generally, measurement errors in the covariates have been identified as introducing bias in survival model parameters (Prentice 1982). A solution suggested almost 20 years ago in the medical area (Tsiatis *et al.* 1995), but rarely used in ecology is to use a modeled version of growth to predict survival (but see Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology). The model finally used in our thus had the following form:

$$h(dbh, ba, gr) = h_0(dbh) \exp(l * ba + m * gr) \quad \text{Eqn. 7}$$

where *dbh* is the diameter at breast height used as temporal scale in all the Cox models presented in this study, *ba* is the local basal and *gr* is the modeled growth (i.e. $\Delta dbh - \varepsilon$ according to eqn 1). Survival analysis directly allows accounting for time-varying covariates and focuses on the individual history of each subject. Such methods are particularly recommended when populations are heterogeneous (Service 2000; Zens & Peart 2003) in order to avoid bias in parameter estimates due to the change in the composition of the population over time: frailer individuals are prone to die earlier, thus modifying population level survival outcome. Mortality of old individuals might thus be underestimated, which may be overcome if population heterogeneity is properly accounted for (Zens & Peart 2003).

Joint modeling of growth and mortality

Tree growth and mortality are tightly related. In particular a tree is bound to die in case of null diameter growth (i.e., no replacement of conductive tissues) over several years, and conversely, a tree that died cannot grow anymore. These two observations, which can be formalized in terms of a survival function conditioned by a growth covariate, make the survival function impossible to interpret in a classical way: growth is a longitudinal covariate considered as endogenous with regard to survival (see detailed explanation in Rizopoulos 2012). Because of the particular dependence, using growth as covariate in a Cox model requires a special treatment (Kalbfleisch & Prentice 2002; Rizopoulos 2012).

Joint modeling of the longitudinal and time-to-event data have been proposed to properly account for the endogenous nature of the longitudinal variable as time-varying covariate in the survival model (introduced by Faucett & Thomas 1996). The approach received much attention and developed rapidly in the medical domain to explore the link between blood markers (repeatedly measured over time) and any event related to the evolution of a disease (survival, recovery, etc.). However, even if the underlying question of understanding the relationship between a longitudinal variable (tree growth) and the occurrence of an event (tree mortality) is very similar, ecological studies largely ignored these methods.

We used here a joint model of growth and mortality in which growth was modeled by a linear mixed model and survival was modeled by a Cox model that had a common likelihood used in parameter estimation. Different methods can be used to approximate maximum log likelihood. In this study, we used the adaptive Gauss-Hermite quadrature rule for the numerical integration required during the estimation of likelihood, that most often outperforms Laplace or simple Gauss-Hermite quadrature rules (Rizopoulos, pers. com.).

It is usual in using a Cox model to leave the baseline hazard function, $h_0(t)$, completely unspecified in order to avoid the impact of misspecifying the distribution of survival time. However, Hsieh, Tseng & Wang (2006) showed that it could lead to underestimate parameters standard deviation in the joint modeling framework. To avoid this problem, we explicitly defined $h_0(t)$ as a piecewise constant function (to avoid parametric constraints on the baseline hazard function, see Rizopoulos 2012 p. 53).

In our joint modeling approach, we used *dbh* as time scale for four reasons. First, as discussed in the previous section, *dbh* appears as a better indicator of tree physiological state than time or age (which, anyway, is unknown). Second it provided a convenient interpretation of the growth model, given that in the joint modeling framework the clock variable needs to appear in both models. This means that if time were used in the Cox model, it would have had to appear as well in the growth model. Making time to appear in the growth model would have meant not modeling anymore tree growth (i.e. diameter increment), but modeling the evolution of *dbh* in time. It would have been a feasible approach but that would not have matched with our previous results on growth modeling (Le Bec *et al.* accepted in PLoS One, in prep for Journal of Ecology). Third, using *dbh* as time scale in the Cox model provides convenient interpretations of the baseline hazard function as the average evolution of mortality risk along tree ontogeny. Finally, we noticed that using *dbh* as time clock in the Cox model, even in a simple approach with separate models (similar to Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology), led to much better discrimination of dead and alive trees (result not presented in this paper).

Statistical analysis

To assess the relative performance of the different modeling approaches, we compared the goodness of fit of the growth and survival models, either fitted separately or fitted jointly. We used as criteria the R^2 formulation proposed by Nakagawa & Schielzeth (2013) and the Concordance index (Harrell Jr, Lee & Mark 1996), respectively. The C-index was used to assess the ability of survival models to discriminate alive and dead trees as compared to a random classification for which $C = 0.5$. It can be interpreted as the AUC criteria from a receiver operating characteristics (ROC) curve proposed by Bamber (1975) and frequently used for binary model outcomes.

To test the hypothesis of a change in cohorts frailty caused by the death of the frailer individuals, we compared predictions of growth and survival functions in cohorts of individuals along their ontogeny (no mortality simulated here, i.e. the cohort composition remains the same), to predictions made for the observed population, based on all the individuals observed in the population.

The joint models were used to make predictions, both of growth and survival at the individual level. In particular, dynamic predictions were used to predict survival while properly accounting for the predicted evolution of tree growth. Note that other classical methods do not provide such dynamic predictions. For each of the four species studied here, we made these predictions for a cohort of small trees (the 40 smaller within each species) that were thus projected over the whole tree size of their respective species. The mean predicted survival and growth trajectories for these cohorts were compared to survival and growth at the population scale predicted with separate models. In order to be comparable with the joint model prediction, modeled growth was used as covariate in the separate Cox model.

Table 2: Estimated parameters of the growth models fitted separately (*sep*) or jointly with the survival model (*joint*). The sign "-" indicates that the covariate was not significant and thus not retained.

Associated covariate		<i>V. indica</i>		<i>P. ellipticum</i>		<i>K. attenuata</i>		<i>H. brunonis</i>	
		Sep	Joint	Sep	Joint	Sep	Joint	Sep	joint
b	Intercept	0.806	0.78	0.579	0.545	0.342	0.369	0.287	0.337
c	slope	-	-	0.423	0.45	-0.022	-0.027	-	-
d	sin(aspect)	0.027	0.026	-	-	0.031	0.031	-	-
e	log(dbh)	0.55	0.509	0.914	0.801	-	-	-	-
f	dbh	-0.257	-0.238	-0.36	-0.317	-0.03	-0.041	-0.028	-0.037
g	log(ba)	-0.625	-0.608	-0.343	-0.311	-0.149	-0.151	-0.077	-0.071
h	log(ba)*log(dbh)	-0.428	-0.403	-0.585	-0.50	-	-	-	-
k	log(ba)*dbh	0.320	0.307	0.222	0.184	-	-	-	-

Table 3: Comparison of goodness of fit indices for the growth and survival models fitted separately (subscript “sep”) and fitted jointly (subscript “joint”)

	N dead	% dead	C _{sep}	C _{joint}	R ² _{sep}	R ² _{joint}
Vateria indica	57	9.7%	0.878	0.885	71.2%	71.3%
Knema attenuata	25	11.5%	0.691	0.823	55.0%	55.1%
Humboldtia brunonis	87	15.1%	0.717	0.748	40.3%	40.6%
Palaquium ellipticum	27	14.7%	0.756	0.841	69.5%	69.8%

All analyses were performed with the R statistical software (version 3.0.3, Team, R. Development Core. R 2012) and the add-on packages nlme (version 3.1-117, Pinheiro *et al.* 2014), survival (version 2.37-7, Therneau 2014), and JM (version 1.3-0, Rizopoulos 2010).

RESULTS

Model evaluation

Variable selection led to different models for the four species that followed the general form of eqn. 1 with different sets of covariates given in Table 2. Note that variable selection was conducted independently for the separate and joint growth model. Table 2 reports that for a given species the set of covariates retained was the same in the two approaches and that modeling growth within the joint framework did not change significantly parameter estimates (only subtle differences are observed). Table 3 reports that R² of the growth models fitted separately or jointly with the survival component (R²_{sep} and R²_{joint}, respectively) were almost identical for the species considered here.

On the contrary, survival models estimated within the joint framework performed better to discriminate alive and dead trees. Concordance were higher within the joint approaches (C_{joint} > C_{sep}). Estimated survival parameters were also highly modified in the joint framework (Table 4). In particular, parameters reflecting the growth dependence of survival (*exp(m)*) were smaller for the joint approach than for the separate approach for *Knema attenuata* and *Humboldtia brunonis*,

Table 4: Estimated parameters of the Cox models fitted separately (sep) or jointly with the growth model (joint). Parameters *l* and *m* are respectively associated with local basal area and modeled growth (see eqn 7).

	Vateria indica		Palaquium ellipticum		Knema attenuata		Humboldtia brunonis	
	Sep	Joint	Sep	Joint	Sep	Joint	Sep	joint
exp(<i>l</i>)	0.54	0.77	0.93	1.02	0.67	0.65	0.807	0.736
exp(<i>m</i>)	1.0e ⁻⁴	0.25	1.7e ⁻³	0.013	5.0e ⁻⁴	3.1e ⁻⁶	2.9e ⁻¹⁰	1.5e ⁻²⁰

reflecting a stronger growth dependence of these two species than evidenced by the separate analyses. Parameter estimates for *Vateria indica* and *Palaquium ellipticum* reflected a lower growth dependence of mortality than for the two other species and conversely to *Knema attenuata* and *Humboldtia brunonis*, growth dependence of mortality appeared lower when estimated with the joint models.

Population vs. Individual level growth and survival predictions

Figure 1 shows that, due to the individual random effect, individual growth trajectories predicted for a cohort of small trees (40 smaller trees within each species) strongly differed, reflecting the amplitude of intraspecific growth variability that was either explained by other covariates than tree size or unexplained by these covariates and captured by the individual random effect. Figure 2 shows that growth predicted at the population level with the separate models did not differ significantly from the mean growth trajectory predicted with the joint model for the cohort of small trees for *Vateria indica* and *Palaquium ellipticum* while it slightly differed for *Knema*

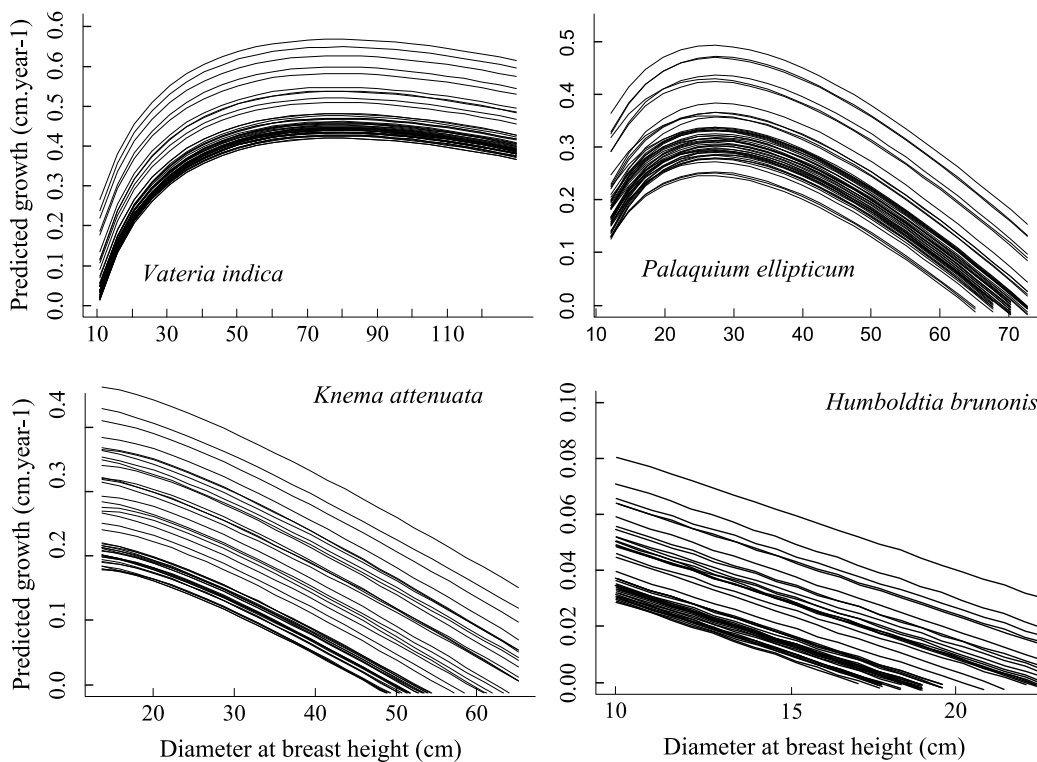


Figure 1: Individual growth predictions for cohorts of the 40 smaller individuals of each population under the hypothesis that competition (ba) remains constant.

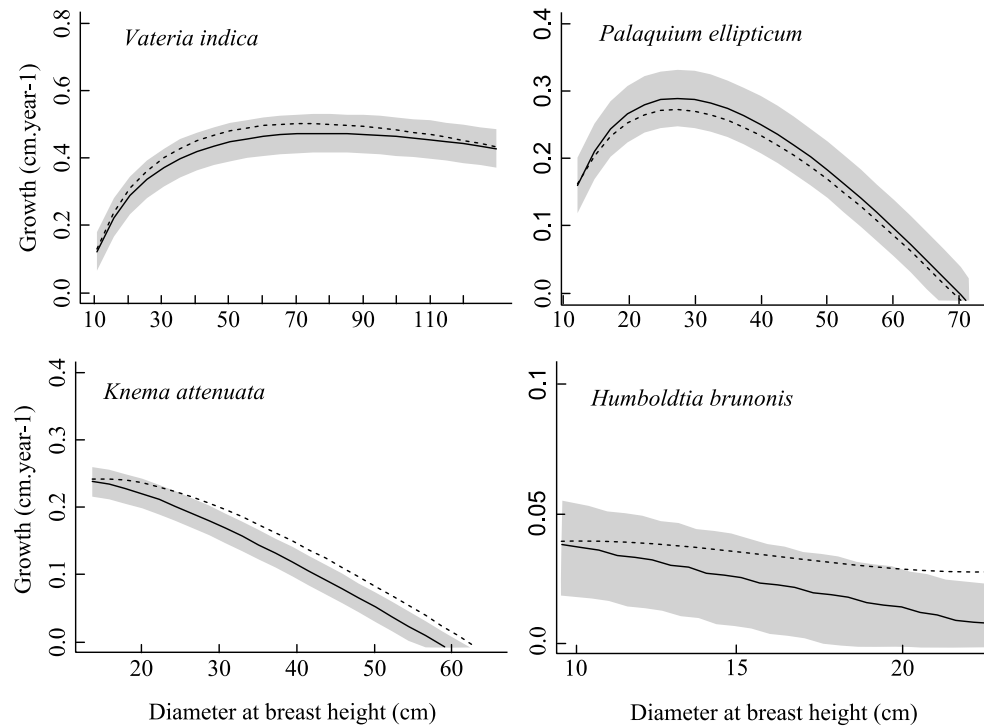


Figure 2: plain lines (and intervals) represent mean (and its confidence interval) growth trajectories of cohorts of the 40 smaller individuals in each population predicted thanks to the joint model. Dotted lines represent growth predicted by the separate growth model in standardized conditions (competition slope and aspect covariates taken at the mean value observed for the 40 smaller trees of the population).

attenuata and *Humboldtia brunonis*. For these two last species, growth predicted at the species level was higher toward large diameters than the mean growth predicted at the individual level along the entire ontogeny of a cohort.

Similarly, Figure 3 represents dynamic predictions (i.e. accounting for predicted evolution of individual level tree growth) of survival functions from the joint model for individuals of the same cohorts. It highlights that populations were heterogeneous in terms of survival functions and that species differed in the importance of this heterogeneity along their observed ontogenetic gradients. Figure 4 shows that the survival function estimated with a separate Cox model at the population level (accounting for competition and growth predicted at the individual level by the separate growth model) was significantly (and consistently along ontogeny) higher than the mean individual survival function predicted by the joint model from the cohort of small trees for *Knema attenuata* and *Humboldtia brunonis*.

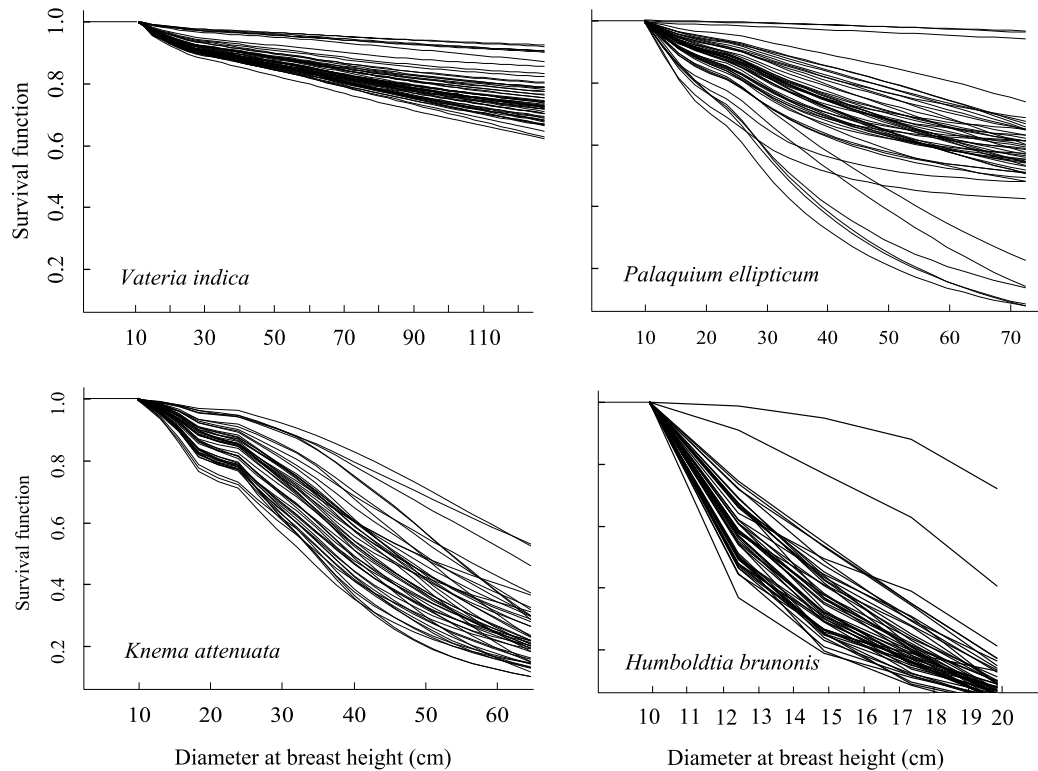


Figure 3: Dynamic predictions of survival functions for cohorts of the 40 smaller individuals in each population.

More contrasted patterns appeared for the two other species. For these species, population and individual-level survival functions were not significantly different up to a certain dbh threshold (80 cm and 45 cm, respectively for *Vateria indica* and *Palaquium ellipticum*) but differed for larger trees. Above this threshold, *Vateria indica* first showed a difference between the two functions that was consistent with the one observed for the two other species. *Vateria indica* and *Palaquium ellipticum* then exhibited a population-level survival that was inferior to the mean individual predictions for larger tree size, indicating that at the population level, for large trees, survival was lower than expected under the hypothesis that population-heterogeneity (in terms of survival, i.e. variability of individual survival functions contributing to the resulting population scale survival function) did not change along the cohort ontogenetic trajectory. Note that the point when population-level became lower than individual-level survival corresponds to an acceleration in the decrease of the population-level and that this pattern appeared for the four species.

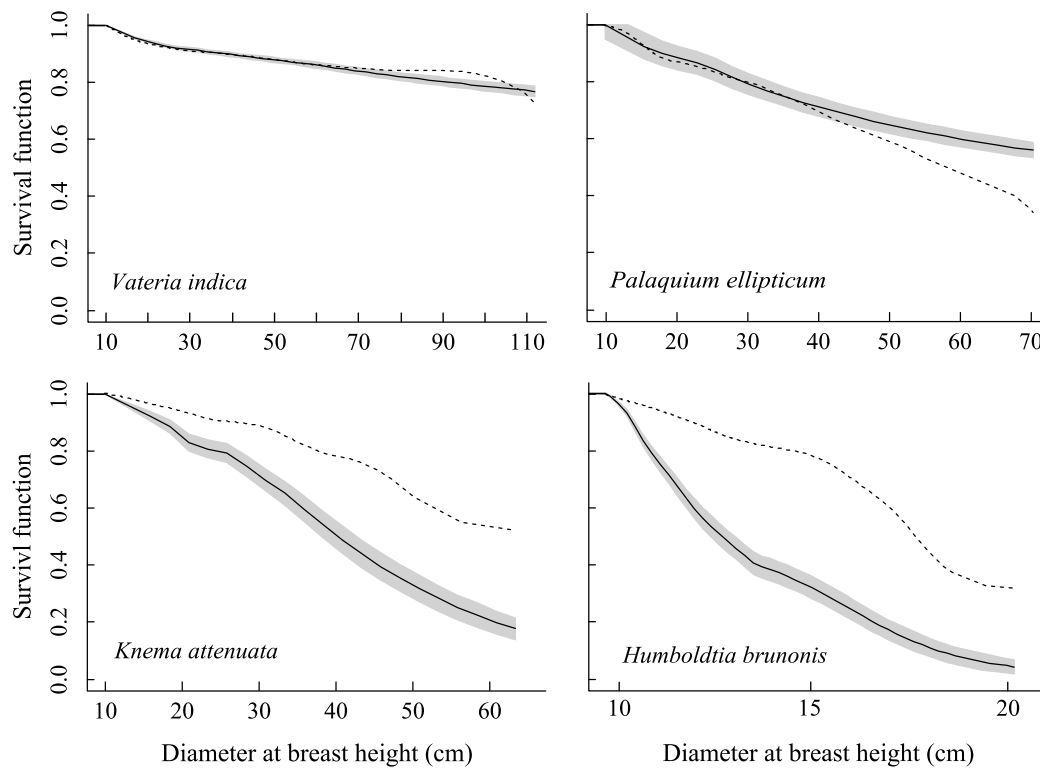


Figure 4: Survival functions according to tree size. Plain lines represent mean dynamic prediction (with the joint model) of individual survival functions of cohorts of the 40 smaller individuals in each population. Envelops represent confidence interval of this mean. Dotted lines represent the survival function at the population scale estimated with the separate Cox model including modeled growth as covariate.

DISCUSSION

Validity of models

We showed that the growth model fits were almost identical with the separate and joint approaches. This result was expected because even if the fixed part of the growth model may have different shapes in the separate and joint approaches (reflected by the slight differences in estimated parameters), the fact that an individual random effect was used ensured that both settings properly accounted for all the inter-individual variability consistent in time. In addition, most of the variability explained by the separate growth model covariates also reflected inter-

individual differences consistent in time (Le Bec *et al.* in prep for Journal of Ecology). Even if this variability was not anymore explained by covariates in the joint model (for any reason), this variability would have been captured by the individual random effect, resulting in a similar overall fit of the growth models in the two approaches.

More interestingly, the ability of the Cox model to discriminate alive and dead trees was improved in the joint model. This promising result suggests that modeling jointly the two processes allowed to better identifying the growth-mortality relationship and might have reduced potential bias in parameter estimation that could have in turn reduced the power of detecting such a relationship (Carroll *et al.* 2012). Having considered this benefit of modeling jointly tree growth and mortality, another advantage of this method is its ability to provide dynamic predictions that would otherwise have required simulations studies to predict both the evolution of growth and resultant survival. However, to fully examine the dynamics of populations studied here, simulations using models fitted jointly appear as a promising tool, allowing to reduce parameter bias and to account for the evolution of competition, fluctuations in recruitment and spatial structures.

Hazard heterogeneity and cohort selection

Dynamic predictions of tree survival as well as predictions of tree growth were used to project survival functions and growth trajectories of cohort of small trees over their whole ontogenetic trajectory. A hypothesis is that, if the heterogeneity (in survival and growth) of a cohort does not change along its ontogeny (i.e. no selection), these predictions are supposed to represent the population-level survival and growth. However, we evidenced here that population-level survival and growth differed from these predictions, especially in terms of survival. For *Knema attenuata* and *Humboldtia brunonis*, survival functions were higher at the population-level than at the individual level. This had already been documented in animal ecology (e.g. Cam *et al.* 2002; Kendall *et al.* 2011) but, to our knowledge, it had never been tested in plant ecology. This pattern likely reflects the fact that, as a cohort of trees ages (i.e. along their ontogeny), an increasing proportion of individuals with the lower survival disappeared due to mortality. As a result, the survival function at the population-level appears higher than predicted at the individual-level if this selection mechanism is not accounted for in the modeling approach. Similarly, because trees with a lower growth tend to die earlier, the population-level growth is expected to be higher than the average growth predicted at the individual level. The fact that we also observed this pattern regarding growth for the two species discussed here tends to confirm that their population composition in terms of individual frailty and growth changed along their ontogenetic gradient.

On the contrary, no difference in growth between population and individual levels were evidenced in our analysis for *Vateria indica* and *Palaquium ellipticum*. For these two species,

population level survival functions were lower than predicted at the individual-level, a result which a priori goes against our previous interpretations. We believe that this result partly comes from the fact that growth dependence was lower for *Vateria indica* and *Palaquium ellipticum* than for *Knema attenuata* and *Humboldtia brunonis*. The stronger mortality depends on growth, the stronger population-level survival and growth are expected to deviate from predicted values at the individual or cohort-level. The lower growth dependence of mortality for *Vateria indica* and *Palaquium ellipticum* evidenced here thus tend to support the fact that population and individual-level survival function did not significantly differ up to a certain *dbh*. For the four species the survival functions at the population-level decreased faster for large trees than for small trees, a pattern that was not observed with individual-level survival functions. Because of few large trees (respectively 4.5% and 4.2% of *Vateria indica* and *Palaquium ellipticum* trees are larger than 75 cm and 45 cm) mortality events are extremely rare beyond a certain diameter (only 3 dead trees in each of these species for trees larger than 75 and 45 cm). We thus believe that patterns modeled with the separate Cox model at the population-level for large *dbh* are not reliable whereas joint models should provide more robust estimations reflecting more accurately the true underlying processes driving mortality.

REFERENCES

- Allison, P.D. (1985) *Survival Analysis Using SAS : A Practical Guide*, Second Edition, 2nd ed. Sas Inst, New York.
- Antón Fernández, C. (2008) *Towards Greater Accuracy in Individual-Tree Mortality Regression*. Doctoral dissertation, Michigan Technological University, Houghton, Michigan.
- Bamber, D. (1975) The Area above the Ordinal Dominance Graph and the Area below the Receiver Operating Characteristics Graph. *Journal of Mathematical Psychology*, **12**, 387–415.
- Bigler, C. & Bugmann, H. (2003) Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research*, **33**, 210–221.
- Cam, E., Link, W.A., Cooch, E.G., Monnat, J.-Y. & Danchin, E. (2002) Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist*, **159**, 96–105.
- Carroll, R.J., Ruppert, D., Stefanski, L.A. & Crainiceanu, C.M. (2012) *Measurement Error in Nonlinear Models: A Modern Perspective*. CRC press.
- Clark, J.S., Dietze, M., Chakraborty, S., Agarwal, P.K., Ibanez, I., LaDeau, S. & Wolosin, M. (2007) Resolving the biodiversity paradox. *Ecology Letters*, **10**, 647–659.

- Dantan, E., Joly, P., Dartigues, J.F. & Jacqmin-Gadda, H. (2011) Joint model with latent state for longitudinal and multistate data. *Biostatistics*, **12**, 723–736.
- Faucett, C.L. & Thomas, D.C. (1996) Simultaneously modelling censored survival data and repeatedly measured covariates: a Gibbs sampling approach. *Statistics in Medicine*, **15**, 1663–1685.
- Flewelling, J.W. & Monserud, R.A. (2002) Comparing methods for modeling tree mortality. *The 2nd Forest Vegetation Simulator Conference* pp. 169–177.
- Franklin, J.F., Shugart, H.H. & Harmon, M.E. (1987) Tree Death as an Ecological Process. *BioScience*, **37**, 550–556.
- Guo, X. & Carlin, B.P. (2004) Separate and Joint Modeling of Longitudinal and Event Time Data Using Standard Computer Packages. *The American Statistician*, **58**, 16–24.
- Harcombe, P.A. (1987) Tree life tables. *BioScience*, **37**, 557–568.
- Harrell Jr, F.E., Lee, K.L. & Mark, D.B. (1996) Multivariate prognostic models: issues in developing models, evaluating assumptions and adequacy, and measuring and reducing errors. *Statistics in Medicine*, **15**, 361–387.
- Hsieh, F., Tseng, Y.-K. & Wang, J.-L. (2006) Joint Modeling of Survival and Longitudinal Data: Likelihood Approach Revisited. *Biometrics*, **62**, 1037–1043.
- Jacqmin-Gadda, H., Thiébaud, R. & Dartigues, J.F. (2004) Joint modeling of quantitative longitudinal data and censored survival time. *Revue d'épidémiologie et de santé publique*, **52**, 502–10.
- Kalbfleisch, J.D. & Prentice, R.L. (2002) *The Statistical Analysis of Failure Time Data*. J. Wiley, Hoboken, N.J.
- Kendall, B.E., Fox, G.A., Fujiwara, M. & Nogueira, T.M. (2011) Demographic heterogeneity, cohort selection, and population growth. *Ecology*, **92**, 1985–1993.
- Le Bec, J., Courbaud, B., Le Moguédec, G. & Pélissier, R. Characterizing tropical tree species growth strategies: learning from inter-individual variability and scale invariance. *accepted in PLoS One*.
- Le Bec, J., Courbaud, B., Le Moguédec, G. & Pélissier, R. Tree growth variability structure explains mortality patterns in a tropical forest. *in prep for Journal of Ecology*.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T.R., Brown, S., Graham, A.W., Higuchi, N., Hilbert, D.W., Laurance, W.F. & others. (2004) Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, **92**, 929–944.
- Lin, H., Turnbull, B.W., McCulloch, C.E. & Slate, E.H. (2002) Latent Class Models for Joint Analysis of Longitudinal Biomarker and Event Process Data. *Journal of the American Statistical Association*, **97**, 53–65.

- Magurran, A.E. & Henderson, P.A. (2010) Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 3611–3620.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models (ed RB O'Hara). *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.
- Pascal, J.-P. & Péliissier, R. (1996) Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 195–218.
- Péliissier, R., Pascal, J.-P., Ayyappan, N., Ramesh, B.R., Aravajy, S. & Ramalingan, S.R. (2011) Tree demography in an undisturbed Dipterocarp permanent sample plot at Uppangala, Western Ghats of India. *Ecological Archives*, **92**, 17.
- Pinheiro, J.C., Bates, D., Sarkar, D. & R Core Team. (2014) Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package Version 3.1-117.
- Prentice, R.L. (1982) Covariate measurement errors and parameter estimation in a failure time regression model. *Biometrika*, **69**, 331–342.
- Proust-Lima, C., Joly, P., Dartigues, J.F. & Jacqmin-Gadda, H. (2009) Joint modelling of multivariate longitudinal outcomes and a time-to-event: A nonlinear latent class approach. *Computational Statistics & Data Analysis*, **53**, 1142–1154.
- Rizopoulos, D. (2010) JM: An R package for the joint modelling of longitudinal and time-to-event data. *Journal of Statistical Software*, **35**, 1–33.
- Rizopoulos, D. (2012) Joint Models for Longitudinal and Time-to-Event Data: With Applications in R. Chapman and Hall, Boca Raton.
- Rose, C.E., Hall, D.B., Shiver, B.D., Clutter, M.L. & Borders, B. (2006) A multilevel approach to individual tree survival prediction. *Forest science*, **52**, 31–43.
- Saleska, S.R. (2003) Carbon in Amazon Forests: Unexpected Seasonal Fluxes and Disturbance-Induced Losses. *Science*, **302**, 1554–1557.
- Service, P.M. (2000) Heterogeneity in individual mortality risk and its importance for evolutionary studies of senescence. *The American Naturalist*, **156**, 1–13.
- Swenson, N.G., Stegen, J.C., Davies, S.J., Erickson, D.L., Forero-Montaña, J., Hurlbert, A.H., Kress, W.J., Thompson, J., Uriarte, M. & Wright, S.J. (2012) Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology*, **93**, 490–499.
- Team, R. Development Core. R. (2012) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Therneau, T. (2014) A Package for Survival Analysis in S. R Package Version 2.37-7.

- Tsiatis, A.A., Degruittola, V. & Wulfsohn, M.S. (1995) Modeling the Relationship of Survival to Longitudinal Data Measured with Error. Applications to Survival and CD4 Counts in Patients with AIDS. *Journal of the American Statistical Association*, **90**, 27–37.
- Woodall, C., Grambsch, P. & Thomas, W. (2005) Applying survival analysis to a large-scale forest inventory for assessment of tree mortality in Minnesota. *Ecological modelling*, **189**, 199–208.
- Zens, M.S. & Peart, D.R. (2003) Dealing with death data: individual hazards, mortality and bias. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 366–373.

Annexe 4 : Le Bec *et al.* (in prep for Journal of Tropical Ecology)

Simulations highlight the role of disturbance history and individual variability in shaping the transient dynamics of a tropical forest

Jimmy Le Bec^{1,2*}, Guillaume Cornu³, Benoit Courbaud⁴, Gilles Le Moguédec⁵, Raphaël Pélissier^{1,6}

¹ IRD, UMR AMAP, 34398 Montpellier cedex 05, France

² AgroParisTech, 75005 Paris, France

³ CIRAD, UR B&SEF, 34398 Montpellier cedex 5, France

⁴IRSTEA, UR EM, 38402 Saint-Martin-d'Hères cedex, France

⁵INRA, UMR AMAP, 34398 Montpellier cedex 05, France

⁶Institut Français de Pondichéry, Puducherry, 605001 India.

Correspondence author: Jimmy LE BEC: jimmy.lebec@gmail.com

Key-words: Disturbance recovery, Forest dynamics, Interindividual demographic variability, Indian Western Ghats, Uppangala Permanent Sample Plots

ABSTRACT

Undisturbed tropical forests have commonly been studied in literature but the concept of being undisturbed is highly questionable and needs to be defined. Most of the time, it refers to the lack of anthropogenic disturbance. However, disturbance is likely to happen in natural conditions and could even be a general phenomenon. The lack of information regarding the natural disturbance history might have led ecologists to implicitly or explicitly neglect these events. In turn, confusion between the effects of disturbance (which are potentially long-lasting) and other variable of interest such as climate may have been misleading. In this study we simulated the dynamics of a tropical forest stand that have been regularly survey over more than 20 years.

Uppangala Permanent Sample Plot (UPSP) is located in a tropical reserve forest in the Western Ghats of India that is thought as being undisturbed but that has shown clear changes in stand attributes such as basal area since 1990. Individual based spatially explicit demographic models were calibrated and adapted in a forest simulator (SELVA) to predict future dynamics. No climatic variable was used in these models in order to test whether the observed dynamics could result from ecological processes accounted for by the models (competition, ontogeny, topography, density dependent recruitment, growth dependent mortality) in spite of the existence of a climatic trend over the census period. We tested in addition the contribution of including unexplained intraspecific variability of tree growth and mortality. This analysis revealed that the observed dynamics was reproduced by short term simulations. Unexplained growth and mortality variability had no influence on this result. In addition, we showed that the observed dynamics probably reflected the long-lasting effects of a past disturbance. In this case, unexplained growth and mortality variability drastically the recovery patterns from simulated disturbances. We thus showed that even if the observed climatic trend was correlated with the evolution of some stand attributes, the observed dynamics was largely explained by emergent properties of the individual based demographic models.

INTRODUCTION

Historically, community ecology theories dealing with species coexistence were based on the hypothesis that, in the absence of anthropogenic disturbance, species assemblages and their dynamics were at equilibrium (Gause 1934; Enquist & Niklas 2001; Muller-Landau *et al.* 2006). However, in the last decades, ecologists started to consider that this general rule would rather be a rare exception. In particular, in tropical forests, the maintenance of high species diversity could partly result from breaking this assumption (Hutchinson 1961; Palmer 1994; Wright 2002). Whitmore (1991) even stated that “Primeval tropical rain forest, undisturbed and stable, ‘since the dawn of time’ is a myth”. Tropical forests are actually subject to many natural disturbances (Walsh & Newbery 1999) that may come from wind damages (Foster, Fluet & Boose 1999), insect outbreaks (Kulam 1971), fire (Clark 1990), landslides (Waide & Lugo 1992), herbivory (Janzen 1970), etc... Some authors explicitly focused on tree community reaction to such disturbances when they were observed. However, most of the time, because of very limited existing information on the historical context of study sites, the possibility that community dynamics may reflect long-lasting effects of past disturbances have been disregarded. Yet, understanding to what extent observed current tropical tree community dynamics may result from past disturbances appears crucial to avoid any confusion with other ecological phenomenon (Foster *et al.* 1999). For instance, the recovery of a forest stand to a natural disturbance (increase of stand biomass in response to important past mortality, e.g. Gourlet-Fleury *et al.* 2005) could

easily be attributed to the effect of recent evolution of climate (the effect of CO₂ fertilization, Norby *et al.* 2005).

There is currently a growing need to understand whether tropical forests are sequestering atmospheric carbon or not in response to climate change. However, in most cases, change in stand variables such as biomass may have been wrongly attributed to climate change because it could result from stand recovery from unknown disturbance (McMahon, Parker & Miller 2010). Disentangling the effects of climate changes and past disturbances appears highly challenging (Clark 2002; Baker *et al.* 2004; Gloor *et al.* 2009), mostly because of the complexity of forest responses to climate and because time scales involved are large compared to our observation window. Individual tree growth may for instance not respond to CO₂ atmospheric concentration increase (because of a concomitant increase in water stress linked to temperature increase for example) while it could increase in response a maturation of the forest (related to ontogenetic changes) recovering from a past disturbance. A shift in species composition may also happen either as a consequence of the natural stand dynamics (succession theory) or in response to climate (Pucko *et al.* 2011).

Patterns observed at the stand level can thus lead to wrong interpretations, particularly in attributing the increase of forest growth to climate change. Focusing on individual tree level demographic variability (i.e. process scale) explained by biotic (competition, ontogeny) or abiotic (climate) factors thus appears as a way to disentangle potential causes of the observed patterns. In addition, other studies have shown that accounting for individual level demographic variability unexplained by these factors (i.e. resulting from latent heterogeneity) led to simulating more realistic dynamics (Clark *et al.* 2007). In particular it could help identifying recovery patterns from past disturbance and, in turn, help identifying climatic effects on the dynamics.

This study has been motivated by the observation that basic stand characteristics have changed over a 20 years repeated censuses in Uppangala permanent tropical forest sample plot (UPSP) in the Western Ghats of India. In particular stand basal area and stem density have respectively increased and decreased since 1990, which would be consistent with a maturation of this stand (or a recovery from past disturbance). However, given that no trace of human activity or past natural disturbance was found either in official records or in the field, UPSP was assumed to be a mature forest in an equilibrium state. A resulting hypothesis has been that the observed temporal trends could reflect the evolution of climate. Climate change, especially the increase in mean temperature, is suspected to have a significant influence on tree growth in UPSP (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One). However, this effect of climate appeared to have a small quantitative effect on tree growth (Le Bec *et al.*, accepted in PLoSOne), in a manner that is not consistent with the evolution of stand basal area observed in UPSP (increasing temperature is related to decreasing growth).

In this study, our main objective was to assess whether observed dynamics could be simulated without considering any influence of climate. Our second aim here was to assess the influence of individual heterogeneity in the demographic process on this dynamics. We used individual based spatially explicit demographic models (Le Bec *et al.*, accepted in PLoSOne; Le Bec *et al.*, in prep. for Journal of Ecology) to simulate the future dynamics in UPSP. Demographic models were implemented in the SELVA simulator (Gourlet-Fleury 1997) using the CAPSIS forest-modeling platform (Dufour-Kowalski *et al.* 2012). We first ran short term simulations to assess the validity of the model we used. We then compared long term simulations with and without including individual variability in the demographic processes. Finally, we examined the simulated dynamics after various disturbance scenarios to test whether disturbance could lead to simulated dynamics comparable to the observed one.

MATERIAL AND METHODS

Study site

We work with the data collected in Uppangala Permanent Sample Plot (UPSP; 12° 32' 15" N, 75° 39' 46" E), located at an elevation of 400-600 m a.s.l. in an "undisturbed" wet evergreen monsoon forest of the Pushpagiri Wildlife Sanctuary in the Western Ghats of India (see a detailed presentation in Pélissier *et al.* 2011). The climate is warm throughout the year (mean annual temperature of c. 27°C) and rainfall of about 5100 mm.yr⁻¹, mainly from the Indian southwest monsoon, is concentrated between June and October (c. 90%) and alternates with a dry season with 4 months with rainfall < 100 mm. Monthly rainfall was recorded in the nearest village (less than 5km from the plots) and temperature as well as the SPEI drought index (Vicente-Serrano, Beguería & López-Moreno 2010) were taken from the Climatic Research Unit databases (CRU, university of east Anglia, UK²⁹) for the 5° x 5° grid cell where the plots are located (Figure S1).

The sampling plots are located on a north-oriented escarpment of the Ghats (average slope of c. 30-35°) characterized by a strong East-West alternation of deep talwegs and flattened interfluvial ridges that determines steep slopes locally > 45°. The sampling design consists of transects and plots totaling together 5.07 ha that sample the variation in slope (Pélissier *et al.* 2011 fig. 4). In these plots, all the trees above 10 cm of diameter at breast height (dbh) or above the buttresses if any, were mapped in 10 x 10 m elementary subplots, identified to species level (species nomenclature refers to the Herbarium of the French Institute of Pondicherry, HIFP³⁰), and fitted

²⁹<http://sac.csic.es/spei/database.html>

³⁰ <http://ifp.plantnet-project.org/>

with permanent dendrometer bands. In total the fate (growth and mortality) of 3,870 trees belonging to 102 species have been surveyed annually between 1990 and 2013. Over this period, five censuses were conducted to examine newly recruited trees (in 1994, 1998, 2002, 2007 and 2010). All subplots were georeferenced and a Digital Elevation Model (DEM) was derived from slope measurements taken at each corner of the subplots.

Model implementation

SELVA is an individual tree-based and spatially explicit forest simulator developed by Gourlet-Fleury (1999) and designed to simulate realistic fine scale tropical forest dynamics that has been previously used to assess forest recovery from (management) disturbance (Gourlet-Fleury *et al.* 2005). The simulator is supported by the CAPSIS 4.1.5 Java platform (Dufour-Kowalski *et al.* 2012). Individual tree growth, mortality and recruitment are handled by three sub-models acting sequentially (1. recruitment, 2. growth, 3. mortality) on a 1-year time step basis. We adapted in SELVA three demographic sub-models that were developed and calibrated on the same 21 years dataset (UPSP) and specifically designed to account for different levels of variability. Full description and justification regarding the development of the growth and mortality models can be found in Le Bec *et al.* (accepted in PLoS One) and Le Bec *et al.* (in prep for Journal of Ecology). Full parameterization of the sub-models is given in supplementary materials. An overview is presented hereafter.

Growth model

Individual annual tree dbh increment was computed as a function of tree size, local basal area within a radius of 15m and of local slope and aspect as developed in Le Bec *et al.*, (accepted in PLoS One) and presented in File S1. This function was species specific (using the Best Linear Unbiased Predictor of the species random effects from the model) and each individual tree was attributed an individual effect (drawn from the species specific normal distribution of the individual random effect from the growth model) reflecting how its growth trajectory consistently deviated from predictions at the species level (given covariates values). New trees recruited over the simulations were randomly attributed this individual effect drawn from a Gaussian distribution of species-specific variance and mean 0. For abundant species (i.e. $N > 10$ individuals) the (species specific) estimate of the individual random effect variance from the model was used while for rare species we used the average variance of the individual effect among species. In Le Bec *et al.* (accepted in PLoS One), a date random effect was used to account for synchronous variability of tree growth within each species. They showed that this date effect accounted for climatic variability but only represented on average 7% of the growth intraspecific variability. We did not include such effect in the model used here to simulate the dynamics in UPSP.

Mortality model

Individual annual probability of mortality was computed as a function of a baseline mortality risk ("baseline hazard"), the previously introduced individual effect on growth, growth predicted at the species level given the covariates (i.e. without the individual effect), local competition, tree size and slope (see model development in Le Bec *et al.*, in prep for Journal of Ecology). We used a Cox (1972) proportional hazard model to estimate the multiplicative effects of the previously described covariates on the time dependent baseline hazard function to compute the instantaneous risk of death. Using the average value of the baseline risk function (that was estimated a posteriori using its Breslow (1972) estimator), we integrated this instantaneous risk over one year to get the annual individual probability of mortality (full description of the model in Le Bec *et al.*, in prep for Journal of Ecology and estimated parameters in File S1). We added a regulation rule regarding mortality of large trees to avoid any unrealistic large tree sizes to be simulated. Trees with a dbh higher than 10% the maximum dbh observed for the corresponding species over the census period were attributed a higher probability of mortality ($p = 10\%$). For rare species ($N < 10$ individuals), we used the maximum diameter observed for the species group of the same potential strata. These are arbitrary choices that may be discussed but that appeared necessary to avoid unrealistic simulations (resulting from the stochastic nature of the simulator and from applying demographic models out of the tree size range there were fitted with).

Recruitment model

Recruitment has been hypothesized to occur potentially everywhere within the plot with a probability that depended on local competition. Species were recruited proportionally to their observed initial abundance (the lack of data prevented us to adopt a species specific recruitment model). A classical solution is to model the number of recruited trees within each 10 x 10m quadrat with a logistic regression (counting process following a Poisson distribution). This approach did not allow us to identify a clear link between recruitment and competition. We believe that basal area within a given quadrat did not properly represent competition exerted on a

Table 1: Disturbance scenarios (state at equilibrium before disturbance: $N = 500$, $BA = 53\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$)

Scenario	Mortality proportion	Size class concerned	Post-disturbance basal area ($\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$)	Post-disturbance density ($\text{N}.\text{ha}^{-1}$)
S1	1/2	All	24	250
S2	1/3	All	36	330
S3	1/4	All	39	365
S5	1	> 60 cm	24	440
S4	1/2	> 60 cm	36	470
S6	1/3	> 60 cm	39	460

tree (especially if the tree is close to the quadrat boundary) and thus did not represent well recruitment conditions. We propose here an alternative and more realistic approach that clearly linked recruitment probability to local competition. Over the whole census period, all the trees were considered, and we used a logistic model (binomial family / logit link) to assess the link between the probability for an existing tree to having been recruited or not and the local competition in which this tree stands (probability divided by the census length to have annual probability). Parameter estimates are presented in supplementary File S1. Within SELVA simulator, recruitment was thus evaluated in two steps. First, we randomly distributed a number of candidate trees in space (equals to the total number of trees observed over the period). Second, we computed a probability of recruitment for each tree given its location (i.e. local basal area within a 15m radius). Trees were then stochastically recruited depending on their estimated probability (species attributed proportionally to the initial abundance).

Initial stand

To initialize the simulations, we adapted the dataset (UPSP) used to fit our demographic models. UPSP had a particular shape (Pélissier *et al.* 2011) that was not supported by SELVA simulator. Thus, we rearranged the observed elementary 10 x 10 m quadrats (Pélissier *et al.* 2011) to build a rectangular plot of 220m x 230m. Each subplot was attributed a slope and aspect value computed from a Digital Elevation Model of the sampling plot. We thus created the initial stand used in our simulations based on the position within the subplots, size and species of all the trees present in the sampling plot in 1994 (end of the plot settlement).

Disturbance scenarios

We induced disturbances by simulating important mortality events of various intensities (in terms of basal area) and affecting differently tree size classes. Table 1 reports the characteristics of the 6 scenarios tested where mortality affected either all the tree size classes or only large trees ($dbh > 60\text{cm}$) with various intensities (100%, 50%, 33% or 25%).

Model evaluation

In order to account for the variability generated by the stochastic components of our models, we repeated the simulations 50 times for all the settings discussed in this paper. Models including individual variability better described the observed data (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS, in prep for Journal of Ecology) and were thus expected to be more realistic in a simulation scope. As a preliminary exploration we first compared simulations from the initial observed state of the stand (in 1994) when individual variability was considered or not. As a safeguard, we compared the simulated and observed evolution of the stand between 1994 and 2011 to ensure that prediction

were not unrealistic. In the rest of the paper, we explored recovery patterns from the previously described disturbance scenarios.

All the comparisons were based on stand level variables (basal area, stem density, mean diameter and diameter standard deviation) that are easy measures of the stand structural state frequently used to assess forest recovery from disturbance (Chazdon 2003). To characterize more in deep stand recovery and assess whether the observed state of the stand could result from a past disturbance, we investigated i) the time needed for the stand basal area to reach back the simulated equilibrium after the disturbance (T_{eq}), ii) basal area peak after disturbance (BA_{max}), iii) the time needed to reach BA_{max} from the initial state (BA_{1994}) and iv) basal area increment following disturbance ($\Delta BA = BA_{max} - BA_{1994}$).

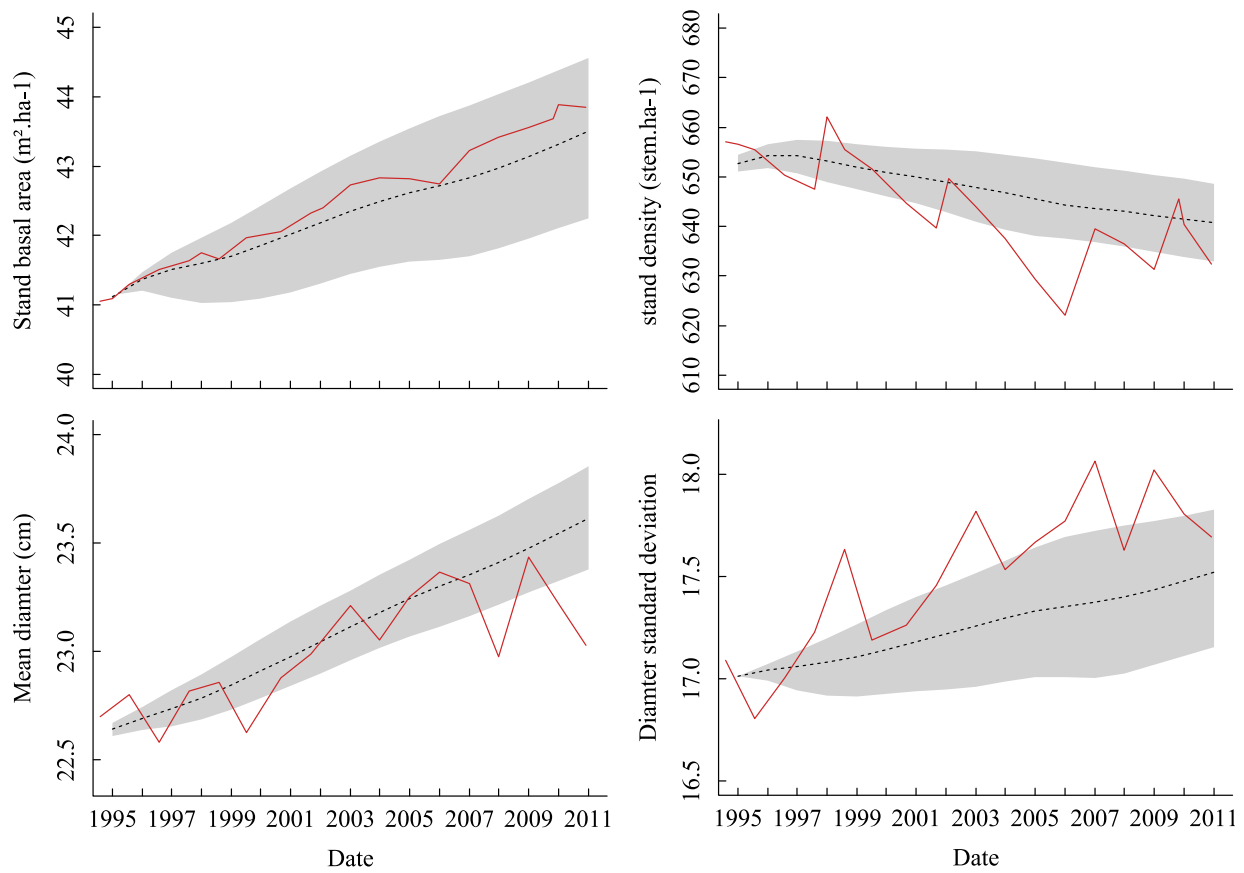


Figure 1: Observed (plain line) and simulated evolution of stand basal area, density, mean diameter and diameter standard deviation (dotted lines and intervals respectively represent average and 95% prediction intervals of 100 simulations).

RESULTS

Observed vs. simulated variables

Short term simulations from the initial date (1994) to the last census date (2011) showed that observed and simulated stand level variables fell within the same range and followed the same trends (Figure 1) without accounting for any climatic variables. Figure 2 shows the results when individual effects were included in simulations. Not including these individual effects led to largely overlapping intervals, in which observed variables also fell (result not shown). Stand basal area, mean diameter and diameter standard deviation (observed and simulated) increased over time while stand density (observed and simulated) decreased. Observed patterns largely fell within the 95% prediction intervals but showed a higher variability than simulated trajectories (Figure 1) making observed values occasionally departing from the prediction intervals (mostly corresponding to recruitment censuses).

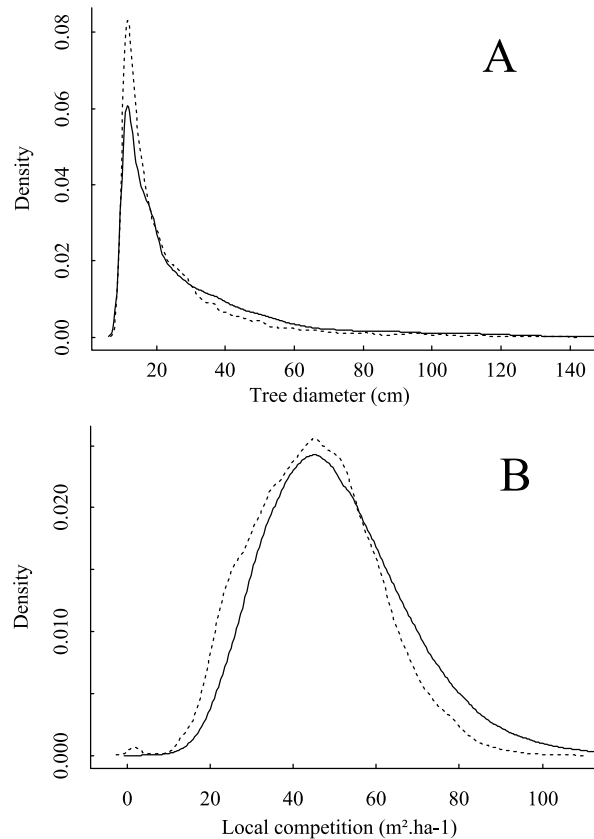


Figure 2: Density distributions of individual tree level tree size (A) and local competition (B) simulated over 1000 years (plain lines) and observed over the census period (1994 – 2011) (dotted lines). Local competition represents, for each tree, the basal area of its neighbors within a 15 m radius.

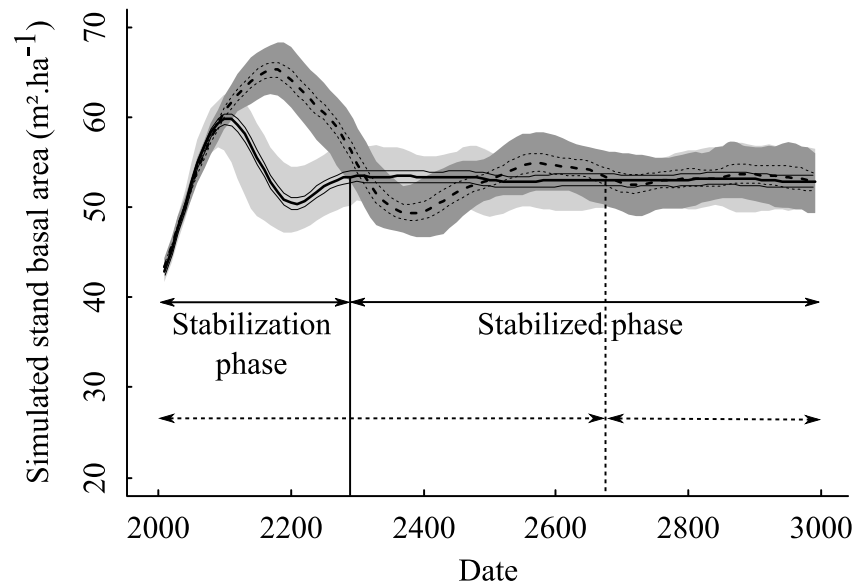


Figure3: Simulated mean basal area and their 95% confidence intervals (bold and thick lines) and 95% prediction intervals (intervals) when individual demographic variability was considered (plain line, light grey) or not (dotted line, dark grey).

At the individual level, Figure 2 shows that simulated tree size and local competition distributions were close from the observed one, indicating that models using these covariates were applied in their predictive range, even after long simulations.

Predicted equilibrium state

Two phases (a stabilization and a stabilized period) in the dynamics simulated from the initial state were identified (Figure 3). The stabilized phase was reached in 280 years and 660 years when individual variability of demographic processes was considered or not, respectively. In both cases, the stabilized phase presented similar characteristics regarding basal area (c. 53 m².ha⁻¹, Figure 3), density (c. 474 indiv.ha⁻¹, result not shown), mean diameter (c. 28cm, result not shown) and diameter standard deviation (c. 23.9 cm, result not shown). In the stabilized phase confidence intervals for these variables were overlapping (shown for basal area only, Figure 3), meaning no significant difference. On the contrary, during the stabilization phase, stand basal area reached a much higher level (65.3 against 60.1 m².ha⁻¹) when individual variability was not considered. Whatever the simulation used, over 1000 years of simulations, all the species were present but, on average, only 78 (out of the 102) were present simultaneously during the simulations (some thus being temporarily excluded). Over the 1000-years of simulations represented in Figure 3, species that were temporary excluded were rare species from the initial

stand (species excluded were on average represented by 2.2 ± 1.8 individuals in the initial dataset, i.e. most often less than 4 trees). Whether or not to include individual variability in the demographic models did not change significantly this result.

Recovery from disturbance

Differences in disturbance scenarios (intensity and target trees, Table 1) led to different recovery patterns. Figure 4 shows that the evolution of stand basal area after the 6 disturbance scenarios differed but that, in any case, basal area increased before decreasing and eventually reaching the equilibrium state. Table 2 compares stand variables describing these patterns during recovering phases with observed stand variables from the census period and shows that scenario 1 and 5 were the best candidates to recreate observed stand dynamics (in terms of basal area peak and time to reach this peak). Basal area increment rate generated by scenario 1 was closer to the observed one (1994-2011) than was scenario 5. Figure 5 shows that the diameter distribution recovered from scenario 1 (i.e. when basal area reached back the initial level of 1994, BA_{1994}) was also closer from the observed distribution than was scenario 5. Note that, depending on the disturbance scenario, the time needed to reach the basal area level observed in the stand in 1994 ($BA_{1994} = 41 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$) ranged from 15 (scenario 6) to 95 years (scenario 1).

Table 2: Variables characterizing stand initial evolution and stand recovery from the 6 disturbance scenarios. BA_{max} is the simulated basal area at the peak. BA_{1994} is the initial stand basal area ($41 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$)

Scenario	BA_{max}	$t_{\alpha = 0.05}$	Time to reach BA_{1994}	Time between BA_{1994} & BA_{max}	Basal area slope around BA_{1994}
Observed	60.1	59.5 - 61.8	?	106	0.24
S1	61	60.1 - 61.9	95	151	0.22
S2	57.5	56.5 - 58.2	61	216	0.15
S3	57.2	55.9 - 58.8	19	214	0.05
S4	58.1	57.2 - 59	31	166	0.17
S5	60.6	59.9 - 61.1	52	144	0.34
S6	57.8	57 - 58.8	15	191	0.1

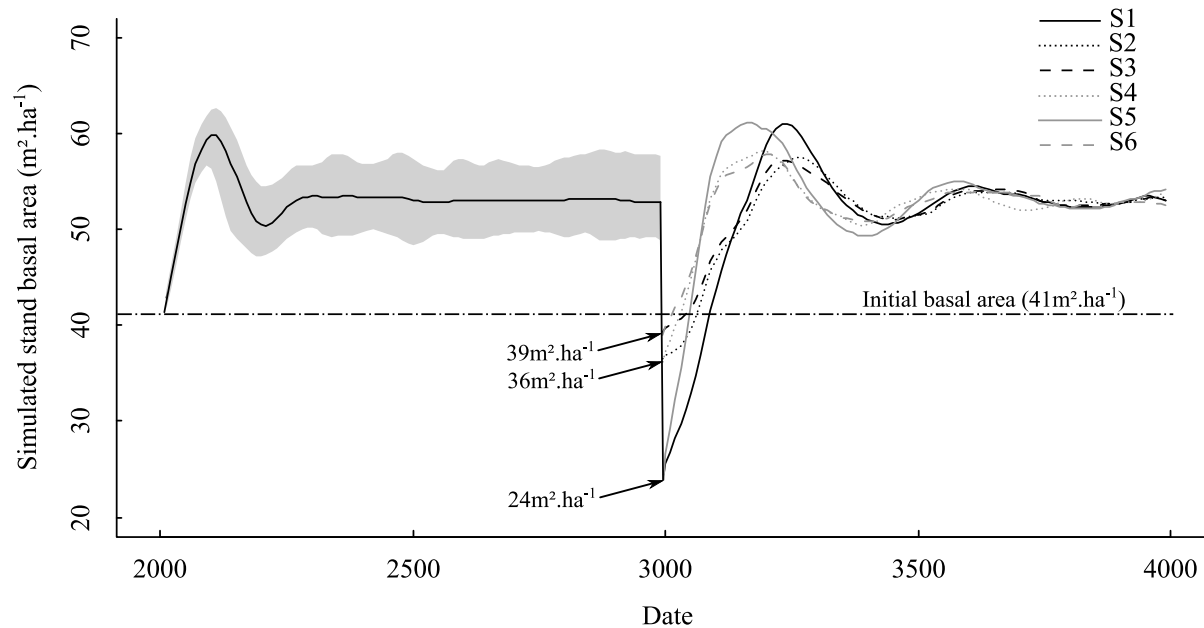


Figure 4: Mean simulated basal area (individual demographic variability taken into account), before disturbance and after disturbance (6 scenarios detailed in table 1).

DISCUSSION

Model evaluation

We showed that our models were able to simulate a dynamics that is comparable to the observed one on a 17-year basis (1994-2011). However, one could argue that, outside this observed range, our projections may not be valid because stand variables observed during the census period, and used as covariates in the models, were much lower or higher than what has been simulated on the long term (making projections outside the range of calibration data). However, because models were individual based and spatially explicit, their predictive range did not correspond to stand level variable ranges but to the range of covariate values at the tree level (spatial heterogeneity) used for calibration. We showed that observed and simulated tree size and local competition were similarly distributed meaning that model predictions were valid.

Simulated basal area at the stand level in UPSP was high compared to many values reported in other tropical forest. However, given that these values are lower than the one observed in UPSP, it does not discredit our analysis but rather shows that UPSP might not be comparable with many other tropical forest permanent plots. Actually we found one study reporting similar values of basal area (between 41 and 54 m².ha⁻¹) in tropical dipterocarp forests in Indonesia (von Maltitz *et*

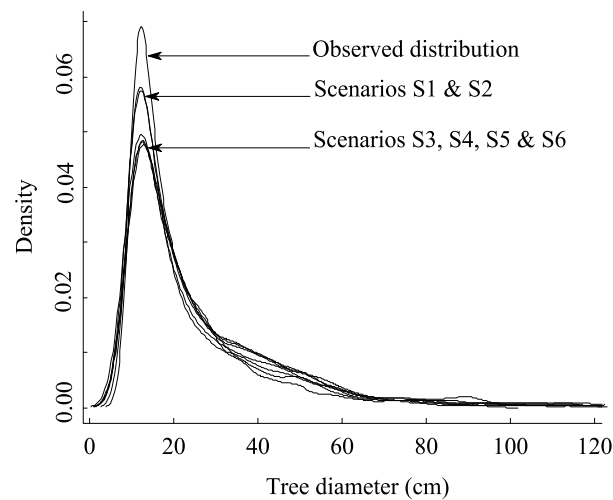


Figure 5: Density distribution of dbh at initial state and after disturbance when basal area had recovered the initial state (BA_{1994}).

al. 2003). The lack of reported high basal area in literature suggest that, even if community characteristics would theoretically allow for stand basal area to reach extremely high level, there may be other regulatory forces that were not identified in our models.

Driving forces of the dynamics

First we showed that a realistic dynamics could be simulated without any influence of the climate. Temporal trends observed in stand attributes between 1994 and 2011 actually resulted from the effect of competition and tree size dependence of the three demographic processes. Our models thus constitute the basis to further investigate the effect of climate on Uppangala forest dynamics.

Second, we showed that simulated forest dynamics strongly differed when individual variability of demographic processes (growth and mortality) was fully considered, or not. i.e. when we included , individual effects representing consistent temporal differences among individuals in addition to the variability explained by covariates. These effects likely originate from spatial latent heterogeneity of the environment (Le Bec *et al.*, accepted in PLoS One, Supplementary File S1) or from genetic heterogeneity within tree populations. In particular, stand level variables returned much faster to an equilibrium state when individual effects were considered. Individual variability in growth and mortality, thus appears to be a determinant factor of resilience in forest stands facing disturbances, likely because heterogeneity within populations allows desynchronizing individual development trajectories within groups of similar individuals (e.g.

cohort of trees massively recruited after disturbance). Whatever the cause of such variability, this has important implications in terms of management, advocating against homogenization of populations (Jennings *et al.* 2001). In particular, maintaining genetic diversity in populations has been shown to be determinant to conserve the adaptive abilities of these populations of long-lived organism facing large temporal fluctuations in their environmental conditions (Maxted, Ford-Lloyd & Hawkes 1997; Lee *et al.* 2000).

Finally, our results showed that the observed dynamics in Uppangala might be the result of a disturbance that would have likely affected all the tree size classes and would have occurred about 95 years before the plot settlement. Comparing the dynamics simulated right after the plot initial state (1994) and the dynamics after simulated disturbances revealed that the most likely disturbance type was scenario 1 (50% mortality affecting all tree size classes). This simulated mortality episode seems realistic, several authors reported catastrophic mortality of the larger or canopy trees higher than 50 to 60% (e.g. drought induced mortality in Sri Lanka, Werner 1988; or Walsh 1996 in Borneo) (e.g. drought induced mortality in Sri Lanka, Werner 1988) that could have also induced important understory trees mortality (secondary treefalls). We may thus conclude that the observed state of Uppangala forest was likely the result of past disturbance, thus challenging the previous description of Uppangala forest as undisturbed. The "term undisturbed" should rather be "likely free from anthropogenic disturbance". We brought strong evidence of past disturbance, and the absence of information regarding such past disturbance in Uppangala forest (wood debris) or official documents (management plans or climatic events) confirms that this disturbance may have occurred at least a century ago.

However, we noticed some discrepancies between observed and simulated dynamics. In particular, recruitment simulated after disturbances did not reconstitute small tree size classes (more small trees observed than simulated). It might come from at least two set of hypotheses we made. First, the lack of information regarding recruitment made us have strongly simplified hypotheses. In particular, we considered that all the species responded in the same manner to competition. One of the consequences was that it led to temporarily exclude on average more than 20% of the species initially present (rare species). It means that either rare species may have an advantage in term of recruitment (e.g. negative density dependence under the Janzen (1970) and Connell (1971) hypothesis) or that rare species presence may result from immigration. Second, it is highly probable that natural disturbances are more complex than the one we simulated. Catastrophic mortality events are likely to be heterogeneous in space (in particular due to the contrasted topography in Uppangala, Walsh 1996; Nakagawa *et al.* 2000), to affect unequally all the species (Mueller *et al.* 2005; Ouédraogo *et al.* 2013), to be the result of smaller consecutive mortality events (Allen *et al.* 2010) or to have been enhanced by post-disturbance insect outbreaks (Schowalter 2012). In addition, a disturbance might have occurred while the equilibrium state was not reached (highly probable given the time needed for a full recovery).

These discrepancies argue for a closer examination of the recruitment process at different scales (at a smaller scale to take into account individual level dispersion patterns and at a larger scale to assess the role of the meta-community as a source of immigrants).

CONCLUDING REMARKS

We showed that the temporal trend in stand variables observed in UPSP are likely to come from a past disturbance likely dated around 1900. But, a remaining question is whether the current dynamics fully result from past disturbance or might also come from ongoing changes in the climate. Climate currently changes at an unprecedented rate (IPCC 2013) and long term consequences on ecosystems are expected but the identifiability of such changes on short time scales (such as most of the observation windows we have on tropical forests) is highly questionable. Species distribution ranges will likely shift but adaptation mechanisms may also play an important role in the response of forest to climate change (Aitken *et al.* 2008). Intraspecific variability due to genotypic differences within populations is a key feature driving adaptation. Thus, understanding the role of individual variability in community dynamics appears crucial. With this in mind, our model development framework and simulation approach constitute the basis for studies including climatic variables that should not be considered without understanding the natural community dynamics.

REFERENCES

- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, **1**, 95–111.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A. & Cobb, N. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660–684.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Monteagudo, A., Neill, D.A., Nunez Vargas, P., Pitman, N.C.A., Silva, J.N.M. & Vasquez Martinez, R. (2004) Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **359**, 353–365.

- Breslow, N.E. (1972) Contribution to the discussion of the paper by DR Cox. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **34**, 216–217.
- Chazdon, R.L. (2003) Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **6**, 51–71.
- Clark, D.A. (2002) Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecological Applications*, **12**, 3–7.
- Clark, J.S. (1990) Fire and climate change during the last 750years in Northwestern Minnesota. *Ecological Monographs*, **60**, 135–159.
- Clark, J.S., Dietze, M., Chakraborty, S., Agarwal, P.K., Ibanez, I., LaDeau, S. & Wolosin, M. (2007) Resolving the biodiversity paradox. *Ecology Letters*, **10**, 647–659.
- Connell, J.H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, **298**, 312.
- Cox, D.R. (1972) Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society*, **34**, 187–220.
- Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C. & de Coligny, F. (2012) Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of forest science*, **69**, 221–223.
- Enquist, B.J. & Niklas, K.J. (2001) Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature*, **410**, 655–660.
- Foster, D.R., Fluet, M. & Boose, E.R. (1999) Human and natural disturbance: Landscape-scale dynamics of the tropical forests of Puerto Rico. *Ecological Applications*, **9**, 555–572.
- Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. The Williams and Wilkins Company, Baltimore.
- Gloor, M., Phillips, O.L., Lloyd, J.J., Lewis, S.L., Malhi, Y., Baker, T.R., Lopez-Gonzalez, G., Peacock, J., Almeida, S., Alves de Olivera, A.C., Bonal, D., Brandos, P. & van der Heijden, G. (2009) Does the disturbance hypothesis explain the biomass increase in basin-wide Amazon forest plot data? *Global Change Biology*, **15**, 2418–2430.
- Gourlet-Fleury, S. (1997) Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide. Doctoral dissertation, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jesel, S., Dessard, H., Jourget, J.G., Blanc, L. & Picard, N. (2005) Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: a case study from French Guiana. *Forest ecology and management*, **209**, 69–85.
- Hutchinson, G.E. (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, **95**, 137–145.
- IPCC. (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Intergovernmental panel on climate change, Stockholm.

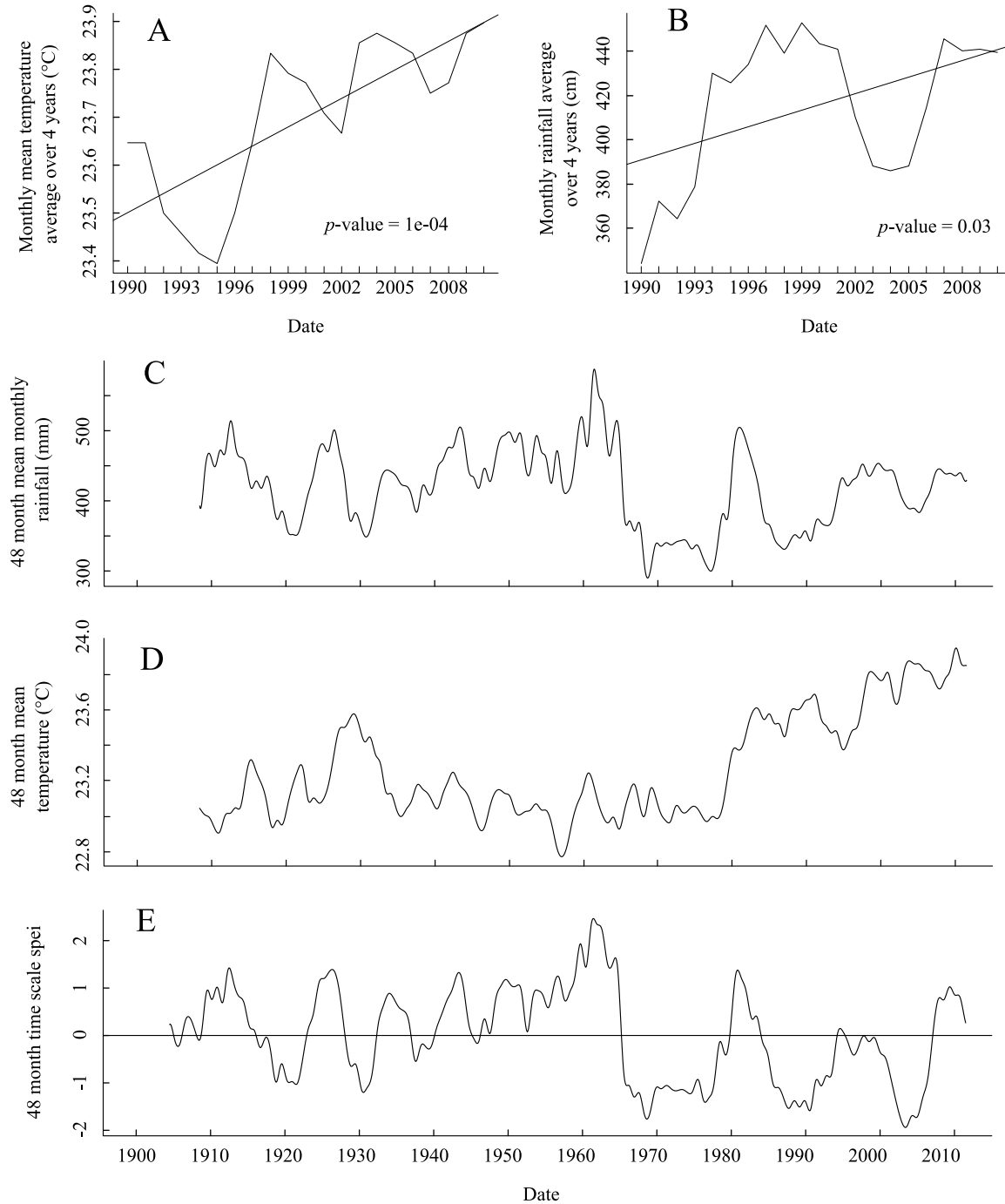
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Jennings, S., Brown, N., Boshier, D., Whitmore, T. & Lopes, J. (2001) Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainably managed tropical rain forests. *Forest ecology and management*, **154**, 1–10.
- Kulam, H.M. (1971) Effects of Insect Defoliation on Growth and Mortality of Trees. *Annual Review of Entomology*, **16**, 289–324.
- Le Bec, J., Courbaud, B., Le Moguédec, G. & Péliissier, R. Characterizing tropical tree species growth strategies: learning from inter-individual variability and scale invariance. *accepted in PLoS One*.
- Le Bec, J., Courbaud, B., Le Moguédec, G. & Péliissier, R. Tree growth variability structure explains mortality patterns in a tropical forest. *in prep for Journal of Ecology*.
- Lee, S.L., Wickneswari, R., Mahani, M.C. & Zakri, A.H. (2000) Genetic Diversity of a Tropical Tree Species, *Shorea leprosula* Miq.(Dipterocarpaceae), in Malaysia: Implications for Conservation of Genetic Resources and Tree Improvement1. *Biotropica*, **32**, 213–224.
- Maxted, N., Ford-Lloyd, B.V. & Hawkes, J.G. (1997) *Plant Genetic Conservation: The In Situ Approach*. Springer.
- McMahon, S.M., Parker, G.G. & Miller, D.R. (2010) Evidence for a recent increase in forest growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 3611–3615.
- Mueller, R.C., Scudder, C.M., Porter, M.E., Talbot Trotter, R., Gehring, C.A. & Whitham, T.G. (2005) Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts: Drought-induced differential tree mortality. *Journal of Ecology*, **93**, 1085–1093.
- Muller-Landau, H.C., Condit, R.S., Harms, K.E., Marks, C.O., Thomas, S.C., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Co, L., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hart, T., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kassim, A.R., Kenfack, D., LaFrankie, J.V., Lagunzad, D., Lee, H.S., Losos, E., Makana, J.-R., Ohkubo, T., Samper, C., Sukumar, R., Sun, I.-F., Nur Supardi, M.N., Tan, S., Thomas, D., Thompson, J., Valencia, R., Vallejo, M.I., Munoz, G.V., Yamakura, T., Zimmerman, J.K., Dattaraja, H.S., Esufali, S., Hall, P., He, F., Hernandez, C., Kiratiprayoon, S., Suresh, H.S., Wills, C. & Ashton, P. (2006) Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models. *Ecology Letters*, **9**, 589–602.
- Nakagawa, M., Tanaka, K., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., Kato, T., Maeda, T., Sato, K., Miguchi, H., Nagamasu, H., Ogino, K. & others. (2000) Impact of severe drought associated with the 1997–1998 El Nino in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 355–367.
- Norby, R.J., DeLucia, E.H., Gielen, B., Calfapietra, C., Giardina, C.P., King, J.S., Ledford, J., McCarthy, H., Moore, D.J.P., Ceulemans, R., De Angelis, P., Finzi, A.C., Karnosky, D.F.,

- Kubiske, M.E., Lukac, M., Pregitzer, K.S., Scarascia-Mugnozza, G.E., Schlesinger, W.H. & Oren, R. (2005) Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102**, 18052–18056.
- Ouédraogo, D.-Y., Mortier, F., Gourlet-Fleury, S., Freycon, V. & Picard, N. (2013) Slow-growing species cope best with drought: evidence from long-term measurements in a tropical semi-deciduous moist forest of Central Africa (ed M Turnbull). *Journal of Ecology*, **101**, 1459–1470.
- Palmer, M.W. (1994) Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica*, **29**, 511–530.
- Pélissier, R., Pascal, J.-P., Ayyappan, N., Ramesh, B.R., Aravajy, S. & Ramalingan, S.R. (2011) Tree demography in an undisturbed Dipterocarp permanent sample plot at Uppangala, Western Ghats of India. *Ecological Archives*, **92**, 17.
- Pucko, C., Beckage, B., Perkins, T. & Keeton, W.S. (2011) Species shifts in response to climate change: Individual or shared responses? *The Journal of the Torrey Botanical Society*, **138**, 156–176.
- Schowalter, T.D. (2012) Insect Responses to Major Landscape-Level Disturbance. *Annual Review of Entomology*, **57**, 1–20.
- Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S. & López-Moreno, J.I. (2010) A multiscalar drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of Climate*, **23**, 1696–1718.
- Von Maltitz, G., Mucina, L., Geldenhuys, C., Lawes, M., Eeley, H., Adie, H., Vink, D., Fleming, G. & Bailey, C. (2003) *Classification System for South African Indigenous Forests*. Department of water affairs and forestry, Republic of South Africa, Pretoria.
- Waide, R.B. & Lugo, A.E. (1992) A Research Perspective on Disturbance and Recovery of a Tropical Montane Forest. *Tropical Forest in Transition Advances in life sciences.*, Birkhäuser pp. 173–190. Basel.
- Walsh, R.P.D. & Newbery, D.M. (1999) The ecoclimatology of Danum, Sabah, in the context of the world's rainforest regions, with particular reference to dry periods and their impact. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **354**, 1869–1883.
- Walsh, R.P.D. (1996) Drought frequency changes in Sabah and adjacent parts of northern Borneo since the late nineteenth century and possible implications for tropical rain forest dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 385–407.
- Werner, W.L. (1988) Canopy dieback in the upper Montane Rain Forests of Sri Lanka. *GeoJournal*, **17**, 245–248.
- Whitmore, T.C. (1991) Tropical rain forest dynamics and its implications for management. *Rain forest regeneration and management*, UNESCO & The Parthenon Publishing Group pp. 67–89. A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore & M. Hadley, Paris & Lancaster, UK.

Wright, J.S. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.

Figure S1:

Short term time series of temperature (A) and rainfall (B). Long term time series of rainfall (C), temperature (D) and SPEI drought index (E). all the climatic variables are smoothed with a four year moving average.



File S1: Description of the three sub-models equations

Growth model:

A particular feature of our dataset is that trees were measured annually over a period of time that exceeds 20 years, so that data are highly temporally autocorrelated. In addition, growth data within a given species are also expected to be correlated. In order to deal with the intrinsic non-independence of observations and to compare species growth responses we used a hierarchical mixed model with an individual tree random effect, which can be summarized as:

$$\Delta dbh_{ijt} = \mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i + \gamma_{ij} + \varepsilon_{ijt} \quad \text{eqn S1}$$

where Δdbh_{ijt} is the annual diameter increment computed for each individual tree j of species i , as the difference between its diameter at t and $t-1$ divided by Δt in days to account for the slightly variable census intervals (from 305 to 426 days). Design vectors \mathbf{x}_{ijt} and \mathbf{z}_{ijt} contain observed covariates related to the fixed and species random effects with associated parameters in vector \mathbf{a} and $\boldsymbol{\alpha}_i$, respectively. Altogether, the term $\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} + \mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i$ represents a linear combination of the covariates where parameters are species specific (species random effects on both the model intercept and the slope of covariates). The term γ_{ij} is the individual random effect (on the intercept) for tree j of species i . Finally, ε_{ijt} is the residual growth for tree j of species i at time t (assumed i.i.d.).

Such a model form allowed us to account for some major known covariates explaining tree diameter increment (see next section) and to structure the observed variability remained unexplained through the random effects. The individual tree random effect on the model intercept, γ_{ij} , accounted for the inter-census correlation of growth thus avoiding confusion with the covariates' effect. Interspecific variability in the growth response was assessed through several species random effects, both on the model intercept and on the slopes of covariates ($\boldsymbol{\alpha}_i$). The growth model we finally fitted to the data followed the general form of equation S1 with the following fixed ($\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a}$) and random effects ($\mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i$) components:

$$\begin{aligned}
\mathbf{x}_{ijt} * \mathbf{a} &= \begin{bmatrix} 1 \\ slope_{ij} \\ \sin(aspect_{ij}) \\ \log(dbh_{ijt-1}) \\ dbh_{ijt-1} \\ \log(ba_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times \log(dbh_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times dbh_{ijt-1} \end{bmatrix}^T \times \begin{bmatrix} b \\ c \\ d \\ e \\ f \\ g \\ h \\ k \end{bmatrix} \\
\mathbf{z}_{ijt} * \boldsymbol{\alpha}_i &= \begin{bmatrix} 1 \\ \sin(aspect_{ij}) \\ \log(dbh_{ijt-1}) \\ dbh_{ijt-1} \\ \log(ba_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times \log(dbh_{ijt-1}) \\ \log(ba_{ijt-1}) \times dbh_{ijt-1} \end{bmatrix}^T \times \begin{bmatrix} \beta_i \\ \varphi_i \\ \eta_i \\ \theta_i \\ \lambda_i \\ \omega_i \\ \tau_i \end{bmatrix}
\end{aligned}$$

Subscripts i , j and t stand for species, individual trees and dates, respectively. The variable *slope* is the local terrain slope described as a categorical variable with two classes ('gentle' and 'steep', coded 0 and 1, respectively); *aspect* is local terrain aspect (in degrees); *ba* is the basal area of all neighbors in a radius of 15 m (in m².ha⁻¹); and *dbh* is tree diameter at breast height (in cm).

Table S1: Estimated growth fixed and random parameters

Fixed parameter	Estimate	Std. Error	t value	Random parameters	Estimate
b	-2,2752	0,2361	-7,53	$\sigma(\beta)$	0.5053
c	0,0135	0,0046	2,97	$\sigma(\gamma)$	0.1318
d	0,0209	0,0040	4,86	$\sigma(\varphi)$	0.0092
e	1,4100	0,1125	11,91	$\sigma(\eta)$	0.2713
f	-0,0509	0,0056	-9,36	$\sigma(\theta)$	0.0206
g	0,5276	0,0615	7,05	$\sigma(\lambda)$	0.0378
h	-0,3043	0,0294	-10,06	$\sigma(\omega)$	0.0398
k	0,0096	0,0015	5,73	$\sigma(\tau)$	0.0066
				$\sigma(\varepsilon)$	0.1122

We performed Maximum Likelihood Estimates of the model parameters using package *lm4* [49] for R statistical software (version 2.15.1; [50]). Parameter estimates (including variances of the random effects) are given in Table S1.

Mortality model

In this study, we used the popular semi parametric Cox proportional hazard model (Cox 1972) to estimate how individual hazard changes among trees. This method estimates in an efficient way the distribution of individual hazards relatively to a baseline hazard that is not estimated during the fitting process (but may be approached a posteriori by the Breslow's estimator of the baseline hazard; Breslow, 1972). The hazard can be interpreted as the instantaneous probability that the event of interest occurs, estimated as the probability for a tree to die between t and $t + dt$, knowing a set of covariates. Equation S2 gives the form of the Cox proportional hazard model in which h represents the hazard at time t for an individual tree with covariate vector and h_0 represents the baseline hazard. We used as covariates the individual random effect of the growth model (*IRE*), growth predicted by covariates (*PRED*), tree size (*dbh*), local crowding within a 15m radius (*ba*) and local terrain slope:

$$h(t) = h_0(t) \exp(l * IRE(t) + m * PRED(t) + n * ba(t) + o * dbh(t) + q * slope) \quad \text{eqn S2}$$

Parameter estimates are provided in Table S2. For the predictions, $h_0(t)$ was taken at its average and integrated over one year value ($h_0 = 0.0068$). Over the annual prediction time step, we considered that covariates remained stable which directly led to the following equation for the annual probability of mortality p for an individual i with a set of covariates:

$$p_i = h_0 \exp(l * IRE_i + m * PRED_i + n * ba_i + o * dbh_i + q * slope_i) \quad \text{eqn S3}$$

Recruitment model

Recruitment model used in our simulation study was based on the probability that an established tree had been recruited over the period. We used a logistic regression to model this probability (pr_i) that had the following form:

$$pr_i = \frac{\exp(r+s*ba_i)}{1+\exp(r+s*ba_i)} \quad \text{eqn S4}$$

where ba is the local basal area of candidate tree i . Table S3 reports the parameters used in our simulation study. The probability pr was divided by the length of the census period used to fit the model to provide an annual probability. A total number of 3542 trees on a corresponding plot of 5.06 ha (i.e. 721 trees.ha⁻¹) were used to fit the model. Thus, at every simulation time step, 721 candidate trees.ha⁻¹ were randomly distributed on the plot and either recruited or discarded.

Table S2: Cox model parameter estimates

Parameters	Estimate	Std. Error	Wald Z
l	-9.621	0.6565	-14.278
m	-6.7304	0.6635	-10.225
n	-0.0101	0.0031	-6.976
o	0.0107	0.0529	3.715
q	0.4016	0.0893	3.965

Table S3: Estimated parameters from the recruitment logistic model

Parameters	Estimate	Std. value	Wald Z
r	-1.017	0.144	-6.427
s	-0.0328	0.0035	-6.861

References

- Akaike, H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE transaction on automatic control*, **19**.
- Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2013) lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999999-2. URL <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html> [accessed 17 September 2013]
- Burnham, K.P. & Anderson, D.A. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer, New York.
- Canham, C.D., LePage, P.T. & Coates, K.D. (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 778–787.
- Clark, J.S. (1990) Fire and climate change during the last 750years in Northwestern Minnesota. *Ecological Monographs*, **60**, 135–159.
- Cnaan, A., Laird, N.M. & Slasor, P. (1997) Tutorial in biostatistics: using the general linear mixed model to analyze unbalanced repeated measures and longitudinal data. *Stat Med*, **16**, 2349–2380.
- Comita, L.S., Muller-Landau, H.C., Aguilar, S. & Hubbell, S.P. (2010) Asymmetric Density Dependence Shapes Species Abundances in a Tropical Tree Community. *Science*, **329**, 330–332.
- Contreras, M.A., Affleck, D. & Chung, W. (2011) Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. *Forest Ecology and Management*, **262**, 1939–1949.
- Hérault, B., Bachelot, B., Poorter, L., Rossi, V., Bongers, F., Chave, J., Paine, C., Wagner, F. & Baraloto, C. (2011) Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology*, **99**, 1431–1440.
- Kohyama, T.S. & Takada, T. (2012) One-sided competition for light promotes coexistence of forest trees that share the same adult height. *Journal of Ecology*, **100**, 1–11.
- Moravie, M.-A., Durand, M. & Houllier, F. (1999) Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management*, **117**, 221–240.
- Pélissier, R. (1998) Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 1–16.
- Pélissier, R., Pascal, J.-P., Ayyappan, N., Ramesh, B.R., Aravajy, S. & Ramalingan, S.R. (2011) Tree demography in an undisturbed Dipterocarp permanent sample plot at Uppangala, Western Ghats of India. *Ecological Archives*, **92**, 17.

- Rai, S.N. (1979) Diameter/height, and diameter/girth relationship of some rain forest tree species of Karnataka -- India. *Malaysian Forester*, **42**, 53–58.
- Robert, A. & Moravie, M.-A. (2003) Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 697–707.
- Rüger, N., Berger, U., Hubbell, S.P., Vieilledent, G. & Condit, R. (2011) Growth Strategies of Tropical Tree Species: Disentangling Light and Size Effects. *PLoS ONE*, **6**, e25330.
- Steneker, G.A. & Jarvis, J.M. (1963) A Preliminary Study to Assess Competition in a White Spruce - Trembling Aspen Stand. *The Forestry Chronicle*, **39**, 334–336.
- Sterck, F. & Bongers, F. (1998) Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American journal of Botany*, **85**, 266–266.
- Team, R. Development Core. R. (2012) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Weiskittel, A.R., Garber, S.M., Johnson, G.P., Maguire, D.A. & Monserud, R.A. (2007) Annualized diameter and height growth equations for Pacific Northwest plantation-grown Douglas-fir, western hemlock, and red alder. *Forest Ecology and Management*, **250**, 266–278.
- West, P.W. (1980) Use of diameter increment and basal area increment in tree growth studies. *Canadian Journal of Forest Research*, **10**, 71–77.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Savaliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.

Résumé :

Le maintien de la forte diversité biologique des forêts tropicales reste actuellement énigmatique. Cette thèse a eu pour objectif de contribuer à mieux comprendre le rôle de la variabilité intraspécifique des processus démographiques au sein d'une communauté d'arbres en Inde sur la dynamique de cette forêt tropicale. Des outils de modélisation statistique tels que le modèle mixte, le modèle de Cox ou la modélisation conjointe ainsi que des outils de simulation tels que la plateforme Capsis et le simulateur SELVA ont alors été mis en œuvre. Quatre résultats majeurs se sont notamment dégagés de ce travail. Notre étude a ainsi montré la prépondérance de variations inter-individuelles non expliquées de la croissance ainsi que leur rôle clé dans la résilience d'un peuplement forestier après une perturbation majeure. Nous avons aussi mis en évidence l'importance de prendre en compte la croissance inhérente d'une espèce pour caractériser sa stratégie écologique, non pas comme indicateur synthétique comme il est d'usage, mais comme facteur d'échelle. Il est alors apparu que les espèces dites intolérantes à l'ombre, aussi dites pionnières, ne sont pas seulement celles qui ont une forte croissance. Enfin nous avons pu mettre en lumière et quantifier des mécanismes de sélection des individus les moins fragiles qui sont variables entre espèces.

Abstract:

Maintenance of the high biological diversity of tropical forests currently remains enigmatic. This thesis aimed at better understanding the role of intraspecific variability of demographic processes within an Indian rainforest tree community on its dynamics. Statistical modeling tools such as hierarchical models, Cox survival models or joint models and simulation tools such as the Capsis platform and SELVA simulator were then implemented. Four major results thus emerged from this work. In particular, our study highlighted the preponderance of unexplained individual variations in growth as well as their key role in the resilience of a strongly disturbed forest stand. We also highlighted the importance of taking into account tree species inherent growth to characterize their ecological strategies, not as a proxy as usually done, but as a scaling factor. It then appeared that shade-tolerant species were found both within slow- and fast-growing species. Finally we highlighted and quantified selection mechanisms of the most vigorous individuals within a species that varied among species.

Key-words:

Competition, Cox model, disturbance, Indian Western Ghats, individual variability, joint model, mixed model, ontogeny, shade-tolerance, species maximum growth, temporal variability, tropical forest, tree community, tree growth, tree survival, variability partitioning.